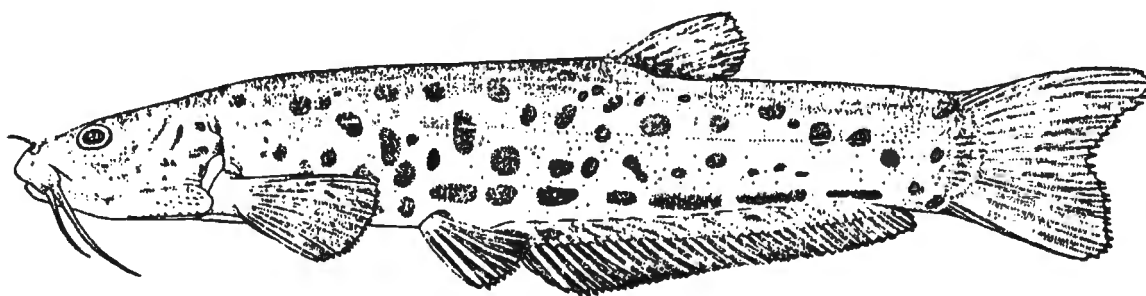


UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE OS TÁXONS BASAIS  
DA FAMÍLIA TRICHOMYCTERIDAE (SILURIFORMES:  
LORICARIOIDEA)



SÉRGIO MAIA QUEIROZ LIMA

Rio de Janeiro

2004

2004

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE OS TÁXONS BASAIS DA FAMÍLIA  
TRICHOMYCTERIDAE (SILURIFORMES: LORICARIOIDEA)

SÉRGIO MAIA QUEIROZ LIMA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação  
em Ciências Biológicas (Zoologia), Museu Nacional,  
da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte  
dos requisitos necessários à obtenção do título de  
Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientador: Dr. Wilson José Eduardo Moreira da Costa  
Laboratório de Ictiologia Geral e Aplicada  
Departamento de Zoologia - UFRJ

Rio de Janeiro  
Julho/2004

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE OS TÁXONS BASAIS DA FAMÍLIA  
TRICHOMYCTERIDAE (SILURIFORMES: LORICARIOIDEA)

SÉRGIO MAIA QUEIROZ LIMA

Orientador: Dr. Wilson José Eduardo Moreira da Costa

Dissertação submetida ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia)  
Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos  
requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Aprovada por:

---

Presidente, Prof.

---

Prof.

---

Prof.

Rio de Janeiro  
Julho/2004

Dissertação desenvolvida no Laboratório de Ictiologia Geral e Aplicada, Departamento de Zoologia – UFRJ, Rio de Janeiro sob a orientação do Prof. Dr. Wilson José Eduardo Moreira da Costa.

#### FICHA CATALOGRÁFICA

Lima, Sérgio Maia Queiroz

Relações Filogenéticas entre os táxons basais da família Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidea)/ Sérgio Maia Queiroz Lima – Rio de Janeiro: UFRJ/ Museu Nacional, 2004.

Orientador: Wilson José Eduardo Moreira da Costa

Tese (Mestrado) – UFRJ/ Museu Nacional/ Programa de Pós Graduação em Zoologia, 2004.

xv, 68f.

Referências Bibliográficas:

1. Trichomycteridae 2. Filogenia 3. Trichogeninae 4. Copionodontinae 5. *Trichogenes longipinnis*

I - Costa, Wilson José Eduardo Moreira da. II – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós Graduação em Zoologia.

III – Relações Filogenéticas entre os táxons basais da família Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidea).

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE OS TÁXONS BASAIS DA FAMÍLIA  
TRICHOMYCTERIDAE (SILURIFORMES: LORICARIOIDEA)

Sérgio Maia Queiroz Lima

Orientador: Prof. Dr. Wilson José Eduardo Moreira da Costa

Resumo da Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

As relações filogenéticas da família Trichomycteridae, segundo a topologia mais recente, aparece como uma tritomia na base do cladograma, envolvendo as subfamílias Copionodontinae, Trichogeninae e os demais Trichomycteridae. O objetivo deste trabalho é testar a posição filogenética das subfamílias basais de Trichomycteridae, Copionodontinae e Trichogeninae, através de caracteres morfológicos inéditos e de bibliografia. Após a análise cladista (comprimento = 114; índice de consistência = 0,75; índice de retenção = 0,78) de 63 caracteres, envolvendo 12 táxons terminais, fica evidente que Copionodontinae e Trichogeninae formam um grupo monofilético baseado em 13 sinapomorfias. Estas são: metapterigóide alongado, com a área de contato com o quadrado igual a do hiomandibular, e a porção anterior do hiomandibular truncada; processo na região articular do hiomandibular alongado; hipohial alongado; extremidade posterior do dentário truncada; 11-13 raios na nadadeira peitoral; presença de um processo laminar na parte externa do cleitro; processo alongado na parte interna do cleitro anguloso; processo lateral do etmóide bem desenvolvido; aparelho de Weber fracamente fusionado ao neurocrânio; presença de um processo na extremidade antero-lateral do primeiro hipobranquial; fossa subtemporal alargada, tornando o pterótico oco em vista ventral;

endopterigóides fusionados na superfície ventral do palatino; e o alongamento das hipurapófises do esqueleto caudal. Com base na nova hipótese filogenética, é proposta aqui uma nova classificação para os grupos basais de Trichomycteridae, na qual Copionodontinae é considerada um sinônimo júnior de Trichogeninae.

Palavras-chave: Trichomycteridae; Filogenia; Trichogeninae; Copionodontinae;

*Trichogenes longipinnis*

PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE BASAL GROUPS OF THE FAMILY  
TRICHOMYCTERIDAE (SILURIFORMES: LORICARIOIDEA)

Sérgio Maia Queiroz Lima

Orientador: Prof. Dr. Wilson José Eduardo Moreira da Costa

*Abstract* da Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

The phylogenetic relationships of the family Trichomycteridae, according to the most recent topology, appears as a tritomy at the base of the cladogram, involving the subfamilies Copionodontinae, Trichogeninae and the remaining Trichomycteridae. The aim of this study is to test the phylogenetic position of the basal Trichomycteridae subfamilies Copionodontinae and Trichogeninae, based on new morphological characters and bibliography. After cladistic analysis (length = 114; consistency index = 0.75; retention index = 0.78) of 63 characters, among 12 terminal taxa, is evident that Copionodontinae and Trichogeninae form a monophyletic group, based on 13 sinapomorphies. These are: elongate metapterygoid, with the contact area with the quadrate equal to the hyomandibula; elongate process on articular portion of the hyomandibula; hypohyal elongate; posterior extremity of the dentary truncate; 11-13 pectoral-fin rays; presence of a laminar process on the external portion of the cleithrum; elongate process on internal portion of the cleithrum angular; well developed lateral ethmoid; Weber complex weakly ankylosed to neurocranium; presence of a process anterolateral corner of the first hypobranchial; enlarged subtemporal fossa, which renders the pterotic hollow in ventral view; and, elongation of the hypurapophyses of the caudal

skeleton. Based upon the new phylogenetic hypothesis, a new classification for the basal Trichomycteridae subfamilies is here proposed, in which Copionodontinae is considered a junior synonym of Trichogeninae.

Key-words: Trichomycteridae; Filogenia; Trichogeninae; Copionodontinae; *Trichogenes longipinnis*



Esta tese é dedicada a  
Flora por ter me tornado  
o homem da gravata florida

## Agradecimentos

Apesar de pertencer a um único autor, esta tese não poderia ter sido concluída ou até mesmo realizada se não fosse a ajuda de diversas pessoas, que direta ou indiretamente foram essenciais para minha formação pessoal e profissional. Agradeço aqui a algumas delas.

Ao Dr. Wilson Costa pela confiança, atenção, amizade e conhecimento passados após tantos anos de convívio. Particularmente pelo seu exemplo de trabalho passional e naturalista.

A Flora Maia Valverde Lima por apesar da pouca idade ter compreendido mais do que muitas pessoas a minha ausência, principalmente no final dessa etapa. E acima de tudo por ter sido a grande motivação e fonte de felicidades nos momentos de maiores atribulações.

A Juliana Valverde (Juba) que de uma forma ou de outra sempre esteve ao meu lado, e talvez mais do que ninguém tenha me estimulado a seguir meu caminho biológico, mais bio do que lógico. E é claro pela nossa Flor.

A minha mãe Maria Maia Neta, pela acolhida tão carinhosa em relação a este seu filho pródigo, nem sempre tão compreensivo. Ao meu irmão pelas conversas sinceras e solidariedade literalmente fraternal em relação ao computador. E ao meu pai Eudes Lima por apesar da distância, ter me ensinado a contemplar o mundo natural.

A Juçara e José Valverde que foram totalmente complementares na minha vida, e por tudo que me deram sem nunca me cobrarem nada. A Janaína, Valverde e Olinda por sempre terem sido ótimos tios e bons amigos na hora em que precisei.

Aos amigos do Laboratório de Ictiologia Geral e Aplicada, Anaïs Barbosa que sempre foi um pouco mãe e orientadora. Leandro Silva, grande amigo e técnico de

computação. Roberto Cunha, pela descontração e parceria nas viagens de campo e Aline Alencar pela paciência quando monopolizei o computador.

A todos os meus amigos celestes da Biologia por terem feito da minha vida acadêmica um sonho de uma noite de verão, tão rica e lúdica como a própria biologia. Bruno Filizola (Filiz), Rafael Paiva (Chiquinho), André Cunha (Chefia), Gabriela Lustosa (Gibirú), Ricardo D'Arrigo (Mader), Noa Magalhães, Rômulo Barroso, Igor França, Gabriel Mendes, Henrique Rajão, Léo, aos amigos da Arquitetura, Daniel, Cristina, Lucíola, Guto, Bruno e muitos outros que partilharam de conversas nebulosas e azulejadas, tão essenciais para mim como qualquer outra etapa deste trabalho.

Aos amigos da turma de 98/2 por fazerem com que eu nunca me arrependesse de não ter entrado para biologia em 95 no meu primeiro vestibular, apesar de já querer fazer biologia. Principalmente a Noa Magalhães (Preta) pela grande amizade, carinho e ajuda nas figuras, a Rômulo Barroso (Rominho), pelos infindáveis discussões zoológicas e filosóficas, e pela disponibilidade no sufoco, e a Pedro Cavalin (Pedrócito) pelo suporte técnico além de grande participação nas discussões acaloradas. E a Daniela Batista e Wilton Montenegro pela força no momento em que mais precisei.

Aos ictioamigos Pedro Holanda, Jorge Botero, Daniel Almeida, Marco Gonçalves, Henrique Lazaroto, pela troca de informações, bibliografias e amizade.

Aos amigos distantes, que sempre me encorajaram e motivaram com seus e-mails hilários e solidários, principalmente os gaudérios Guilherme e Gustavo Reich e André Alonso, os cearenses Marcos Pontes, Roberto Cavalcante e Alisson Celedônio e os cariocas por hora distantes, Aline Aguiar e Pedro Holanda.

A CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pelo apoio financeiro.

A todas as pessoas que me ajudaram e infelizmente esqueci de citar. E por último a todos aqueles que não ajudaram, mas também não atrapalharam.

Sumário

Resumo.....v

Abstract.....vii

Sumário.....xiii

Índice de Figuras.....xiv

Índice de Tabelas.....xiv

1. INTRODUÇÃO.....1

2. HISTÓRICA.....8

3. MATERIAL E MÉTODOS.....13

3.1 Táxons Terminais.....13

3.2 Levantamento de Caracteres.....15

3.3 Análise Filogenética.....17

4. RESULTADOS.....18

4.1 Análise dos caracteres.....18

4.2 Sinapomorfias retiradas da bibliografia.....33

4.3 Autapomorfias encontradas na presente análise filogenética.....35

4.4 Análise Filogenética.....37

4.5 Proposta de uma nova classificação para as subfamílias basais da família Trichomycteridae.....37

5. DISCUSSÃO.....38

5.1 Relações filogenética entre os grupos basais de Trichomycteridae.....38

5.2. Relações filogenéticas entre os Trichomycteridae não-Trichogeninae.....42

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....45

FIGURAS E TABELAS.....54

Índice de Tabelas

Tabela 1. Distribuição dos estados de 63 caracteres pelos 12 táxons terminais.....54

Índice de Figuras

*Trichogenes longipinnis* retirado de Britski & Ortega, 1983.....Capa

Figura 1. Suspensório mandibular e aparato opercular, em vista lateral de: *Trichogenes longipinnis*, *Bullockia maldonadoi* e *Microcambeva* sp. n. ....55

Figura 2. Suspensório mandibular e aparato opercular, em vista lateral de: *Copionodon* sp., *Trichomycterus* sp. n. 1 e *Trichomycterus* sp. (Andes).....56

Figura 3. Suspensório mandibular e aparato opercular, em vista lateral de: *Lepthoplosternum pectorale*, *Hatcheria macraei* e *Ituglanis parahybae*.....57

Figura 4. Arco hióide, em vista ventral de: *Trichogenes longipinnis*, *Trichomycterus* sp. n. 2 e *Ituglanis parahybae*.....58

Figura 5. Arco hióide, em vista ventral de: *Trichomycterus* sp. n. 1, *Hatcheria macraei* e *Copionodon* sp. ....59

Figura 6. Dentário, em vista lateral de: *Trichogenes longipinnis* e *Ituglanis parahybae*.....60

Figura 7. Cintura peitoral, em vista ventral de: *Copionodon* sp. e *Trichomycterus* sp. n. 2.....61

Figura 8. Cintura pélvica, em vista dorsal de: *Trichogenes longipinnis*, *Hatcheria macraei* e *Trichomycterus* sp. n. 2.....62

Figura 9. Esqueleto caudal, em vista lateral de: *Copionodon* sp., *Trichogenes longipinnis*, *Trichomycterus* sp. n. 1 e *Lepthoplosternum pectorale*.....63

Figura 10. Palatino, em vista ventral de: *Scleronema* sp. e *Hatcheria macraei*.....64

Figura 11. Palatino, em vista ventral de: *Trichomycterus* sp. (Andes) e *Copionodon* sp.....65

Figura 12. Neurocrânio, em vista dorsal de: *Trichomycterus* sp. (Andes) e *Copionodon* sp.....66

Figura 13. Neurocrânio, em vista dorsal de: *Trichogenes longipinnis* e *Bullockia maldonadoi*.....67

Figura 14. Cladograma de consenso estrito de dois cladogramas fundamentais envolvendo os táxons basais da família Trichomycteridae.....68

## 1. INTRODUÇÃO

A família Trichomycteridae é um grande agrupamento de Siluriformes neotropicais de água doce, composta por oito subfamílias: Copionodontinae, Glanapteryginae, Sarcoglanidinae, Stegophilinae, Trichogeninae, Trichomycterinae, Tridentinae e Vandelliinae (DE PINNA, 1998). Esta família pertence a superordem Loricarioidea, primeiro agrupamento familiar natural, a ser reconhecido na sistemática dos Siluriformes. Sustentado principalmente pela presença de odontódeos e pela estrutura do primeiro raio da nadadeira peitoral, PEYER (1922) agrupou as famílias Astroblepidae, Callichthyidae, Loricariidae, Nematogenyidae e Trichomycteridae reconhecendo assim, precocemente, as afinidades entre estes clados. Atualmente essas famílias, juntamente com a família Scoloplacidae, descrita posteriormente (ISBRÜCKER, 1980), constituem a superfamília Loricarioidea, com topologia bem definida, sustentada por diversas sinapomorfias (DE PINNA, 1998).

Como as demais famílias de Loricarioidea, Trichomycteridae, compõem um agrupamento monofilético bem definido, sendo a maioria de suas sinapomorfias referentes à estrutura do aparato opercular. Entre essas sinapomorfias, a modificação da placa interopercular em uma estrutura compacta, com uma área específica para inserção de odontódeos, é a mais marcante, apesar destes odontódeos interoperculares não estarem presentes em alguns gêneros derivados da subfamília Glanapteryginae, supostamente devido a uma reversão (*e. g.* *Glanapteryx* Myers, 1927; *Pygidianops* Myers, 1944; e *Typhlobelus* Myers, 1944). A família Trichomycteridae com aproximadamente 230 espécies nominais válidas é atualmente definida por seis sinapomorfias: a modificação da placa interopercular supracitada; a porção ventral do opérculo compacta, não laminar, formando um pedúnculo alongado; opérculo e interopérculo unidos por um forte ligamento; barbilhões rictais com os cernes inseridos na maxila; redução do espinho



peitoral; e escapulo-coracóides não alinhados em uma paralela mediana (DE PINNA, 1998; DE PINNA & WOSIACKI, 2003). Com distribuição restrita a região Neotropical, a família Trichomycteridae, ocorre desde a Patagônia até a Costa Rica, e em ambas as vertentes dos Andes (DE PINNA, 1992). Contudo apenas a subfamília Trichomycterinae possui representantes a oeste dos Andes, enquanto que a bacia Amazônica apresenta a maior diversidade de subfamílias, sem representantes apenas para as subfamílias Copionodontinae e Trichogeninae (DE PINNA & WOSIACKI, 2003). As bacias do sudeste do Brasil, embora menores em tamanho, apresentam grande diversidade de espécies, principalmente do gênero *Trichomycterus* Valenciennes, 1832 com diversas espécies novas ainda a serem descritas (DE PINNA, 1998; BARBOSA & COSTA, 2003a). Apesar da ampla distribuição da família, a maioria das espécies possui geralmente distribuição bastante restrita, algumas vezes sendo encontradas apenas em um único rio (EIGENMANN, 1918), sendo exceção algumas espécies da subfamília Vandelliinae (DE PINNA & WOSIACKI, 2003).

Esta distribuição restrita talvez seja responsável pela descoberta recente de grupos bem distintos morfologicamente, como é o caso das espécies da subfamília Copionodontinae (DE PINNA, 1992, CAMPANARIO & DE PINNA, 2000), da única espécie da subfamília Trichogeninae, *Trichogenes longipinnis* Britski & Ortega, 1983 e do gênero *Microcambeva* Costa & Bockmann, 1994. Nos dois últimos casos as espécies foram encontradas próximas a grandes centros urbanos, São Paulo e Rio de Janeiro respectivamente.

Assim como a diversidade, a biologia da família Trichomycteridae tem sido pouco explorada, apesar de apresentarem adaptações singulares que remetem ao parasitismo hematófago e capacidade de escalar cachoeiras. Essa capacidade de subir cachoeiras talvez esteja relacionada ao fato, de diversas vezes serem os peixes mais encontrados na porção

mais elevada das cabeceiras dos rios, várias vezes sendo as únicas espécies presentes (ARRATIA, 1990a). Essa adaptação para colonizar cabeceiras de rios, associada a condições físico-químicas específicas (elevado nível de oxigênio, sensibilidade a poluentes e altas temperaturas) (OLIVEIRA-RIBEIRO & TORRES, 1995; OLIVEIRA-TORRES *et al.*, 1996) podem ter contribuído para grande especiação do gênero *Trichomycterus* uma vez que seus representantes estariam pouco habilitados a descerem até a calha central dos rios para colonizarem outras cabeceiras (ARRATIA, 1990a). Essa característica relacionada a colonização de cabeceiras também aparece refletida no cariótipo de espécies de *Trichomycterus* onde pequenas populações isoladas em cabeceiras apresentam cariótipos diferentes, enquanto que grupos que apresentam grandes populações habitando partes baixas de grandes rios apresentam poucas diferenças cariotípicas (OLIVEIRA *et al.*, 1988). Alguns trabalhos com citogenética também têm sido desenvolvidos nos últimos anos (BORIN & MARTINS-SANTOS, 1999, 2000; GONZO *et al.*, 2000; TORRES *et al.*, 1998; 2002) principalmente com a subfamília Trichomycterinae, e um trabalho descrevendo o cariótipo de Trichogeninae (LIMA & GALETTI JR., 1990).

Já o hábito hematófago, presente em todos os representantes da subfamília Vandelliinae, foi inicialmente descrito por Spix em 1829, que chamou a atenção possibilidade destes pequenos peixes, popularmente conhecidos como candirus, penetrarem na uretra humana atraídos pelo odor da urina (EIGENMANN, 1918). A eventual entrada destes peixes na uretra de humanos e outros mamíferos foi registrada por GUDGER (1930), porém suas presas usuais são as brânquias de outros peixes, geralmente sem maiores danos a estes (MACHADO & SAZIMA, 1983). Assim como os Vandelliinae, os membros da subfamília Stegophilinae também possuem hábitos parasitos ou comensais, porém se alimentando de muco ou escamas de outros peixes. O primeiro destes Trichomycteridae especializados a ser descrito foi *Stegophilus insidiosus* Reinhardt, 1858.

baseado em exemplares coletados nas brânquias de um Pimelodidae, *Pseudoplatystoma corruscans* (Spix & Agassiz, 1829). Até então acreditava-se que esses pequenos peixes encontrados nas brânquias de grandes bagres fossem seus filhotes, e não parasitos como se constatou posteriormente (EIGENMANN, 1918).

Embora apresentem hábitos alimentares especializados, poucos trabalhos abordaram alimentação na família Trichomycteridae. O pouco que se sabe é através de trabalhos pontuais, geralmente envolvendo espécies da subfamília Trichomycterinae, os quais apontam para uma alimentação generalizada constituída basicamente de pequenos invertebrados (DE PINNA, 1998). Entre estes estão BASKIN *et al.* (1980) com dados sobre os hábitos alimentares de *Trichomycterus kneri* Steindachner, 1882 e *T. meridae* (Regan, 1903). TRAJANO (1997) além de fornecer dados sobre alimentação de uma espécie cavernícola, *T. itacarambiensis* Trajano & de Pinna, 1996, também abordou outros aspectos relacionados a ecologia da espécie, como preferência de habitats e reprodução. SAZIMA (2004) estudou duas populações de *Trichogenes longipinnis* e analisou o comportamento, atividade, habitat, dieta e uso na alimentação pela população tradicional. A única outra espécie da família utilizada na alimentação é *Eremophilus mutisii* Humboldt, 1805 dos Andes colombianos (ARRATIA, 1990a).

Porém se por um lado sua biologia é mal conhecida, seja pelo difícil acesso as cabeceiras dos rios, pelo colorido translúcido e/ou críptico, pelos tamanhos geralmente reduzidos ou pelos hábitos noturnos da maioria dos representantes da família (ARRATIA, 1990a, MYERS & WEITZMAN, 1966; DE PINNA, 1989; COSTA, 1992; 1994; COSTA & BOCKMANN, 1994a; 1994b), sua sistemática é bem estudada, com a maioria dos gêneros agrupados em subfamílias de uma forma geral bem definidas e corroboradas por diversas sinapomorfias (ARRATIA, 1990a; BASKIN, 1973; BRITSKI & ORTEGA, 1983; COSTA & BOCKMANN, 1993, 1994b; DE PINNA, 1992, 1998). Além das oito

subfamílias, atualmente reconhecidas, os gêneros *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993 e *Scleronema* Eigenmann, 1918, embora não pertençam formalmente a nenhuma subfamília, possuem posição filogenética bem definida e intermediária entre os Trichomycteridae especializados (Tridentinae, Stegophilinae, Vandelliinae, Sarcoglanidinae e Glanapteryginae) e os generalizados (Copionodontinae, Trichogeninae e Trichomycterinae) (COSTA & BOCKMANN, 1993; DE PINNA, 1998).

As subfamílias Tridentinae, Stegophilinae, Vandelliinae, Sarcoglanidinae e Glanapteryginae formam um grande agrupamento denominado de clado TSVSG, e sustentado por algumas sinapomorfias, principalmente relacionadas ao aparato opercular e suspensório mandibular (COSTA & BOCKMANN, 1993).

As subfamílias Tridentinae, Stegophilinae e Vandelliinae formam um agrupamento monofilético, sugerido por EIGENMANN (1918), identificado por BASKIN (1973) e sustentado até hoje (DE PINNA, 1998). A subfamília Tridentinae, assim como Sarcoglanidinae, é formada por espécies miniaturizadas (WEITZMAN & VARI, 1988), que apresentam olhos na região ventral e placas opercular e interopercular justapostas. É considerado grupo-irmão das subfamílias Vandelliinae e Stegophilinae, apesar de não possuir as adaptações morfológicas associadas a hábitos parasitas presentes nestas subfamílias. Já as subfamílias Stegophilinae e Vandelliinae partilham entre si a redução dos barbilhões maxilar e rictal e a presença de pré-maxila mediana (DE PINNA, 1998).

A subfamília Glanapteryginae é caracterizada por espécies alongadas com diversas reduções de nadadeiras, olhos, número de raios, número de dentes e odontódeos, possivelmente relacionadas a adaptações a vida intersticial. Atualmente composta por quatro gêneros: *Glanapteryx* Myers, 1927, *Pygidianops*, Myers, 1944, *Typhlobelus* Myers, 1944 e *Listura* de Pinna, 1988. Anteriormente restrita as bacias do Amazonas, Orinoco e

Tocantins, atualmente possui distribuição disjunta devido a presença do gênero *Listura* endêmico as bacias costeiras do sudeste do Brasil (DE PINNA & WOSIACKI, 2003).

A subfamília Sarcoglanidinae é composta por cinco gêneros monotípicos, que apresentam geralmente tamanho reduzido, hábitos fossoriais e corpo transparente, o que torna difícil sua captura e o conhecimento de sua diversidade (DE PINNA & WOSIACKI, 2003). Assim como a subfamília Glanapteryginae, eram antes restrita a região Amazônica, porém foram descritas espécies para a bacia do Rio Araguaia e bacias costeiras do sudeste do Brasil (COSTA, 1994; COSTA & BOCKMANN, 1994b). BASKIN (1973) considerou Sarcoglanidinae como grupo-irmão da subfamília Glanapteryginae, proposição mantida até hoje, baseada em algumas sinapomorfias (DE PINNA, 1998).

A subfamília Trichomycterinae é a maior em número de espécies, com aproximadamente 150 espécies distribuídas em seis gêneros: *Bullockia* Arratia *et al.*, 1978; *Eremophilus* Humboldt, 1805; *Hatcheria*, Eigenmann, 1909; *Rhizosomichthys* Miles, 1943; *Silvinichthys* Arratia., 1978; e *Trichomycterus*. Porém destes seis gêneros, cinco são monotípicos, e todas as demais espécies estão agrupadas em *Trichomycterus*, que possui representantes dos dois lados dos Andes, inclusive nos altiplanos andinos (*e. g. T. rivulatus* Valenciennes, 1846 encontrado no Lago Titicaca) (EIGENMANN, 1918). Este gênero é parafilético e caracterizado pela ausência de caracteres derivados presentes nos outros gêneros de Trichomycterinae (BASKIN, 1973; DE PINNA, 1989, 1998). Além disso diversas espécies novas continuam a ser descritas e provavelmente muitas permanecem desconhecidas (DE PINNA, 1998; COSTA 1992; TRAJANO & DE PINNA, 1996; FERNÁNDEZ & SCHAEFER, 2003; BARBOSA & COSTA, 2003a; WOSIACKI & GARAVELLO, 2004).

A subfamília Copionodontinae é composta por dois gêneros, *Copionodon* de Pinna, 1992 e *Glanhydropoma* de Pinna, 1992, e quatro espécies, todas descritas para a mesma

região, a Chapada Diamantina na Bahia. Foi a última subfamília a ser formalmente descrita e chegou a ser considerada a mais primitiva da família (DE PINNA, 1992), por apresentar diversas características plesiomórficas, como a dorsal inserida na parte mediana do corpo (como em Nematogenyidae) e ausência de odontódeos na placa opercular. DE PINNA (1992) estabeleceu sete sinapomorfias para a nova subfamília, sem mencionar nenhuma característica compartilhada entre *Trichogenes* e Copionodontinae.

A subfamília Trichogeninae é monotípica, e composta apenas por *Trichogenes longipinnis*. Esta espécie é restrita a pequenos riachos encachoeirados da região da divisa entre os Estados de São Paulo e Rio de Janeiro, e são caracterizados por apresentar nadadeira anal longa, com muitos raios, odontódeos operculares divididos em duas porções distintas e olho com margem orbital livre, diferindo de todos os representantes da família. Porém a descrição original de *T. longipinnis* além de sucinta, aborda poucas características osteológicas, relacionadas a estruturas de morfologia externa.

Inicialmente *Trichogenes* foi proposto como grupo-irmão dos Trichomycteridae não-Copionodontinae baseado apenas na posição recuada da nadadeira dorsal, com o primeiro pterigióforo desta nadadeira inserido posterior ao espinho neural da décima primeira vértebra (DE PINNA, 1992). Contudo em um trabalho mais recente DE PINNA (1998) apontou pelo menos quatro caracteres compartilhados por Copionodontinae e Trichogeninae, com base na forma do pterótico, do primeiro hipobranquial, do palatino e do esqueleto caudal, sem inseri-los na filogenia da família. Apesar destes caracteres tornarem a hipótese de relacionamento entre Copionodontinae e Trichogeninae mais parcimoniosa, como indicado pelo próprio autor, este preferiu considerar as relações entre estes dois táxons não resolvidas (DE PINNA, 1998; DE PINNA & WOSIACKI, 2003). Assim as relações filogenéticas da família Trichomycteridae, segundo a topologia mais

recente, aparece com uma tritomia na base do cladograma, envolvendo as subfamílias Copionodontinae, Trichogeninae e os demais Trichomycteridae (DE PINNA, 1998).

Assim, o objetivo deste trabalho é testar a posição filogenética das subfamílias basais de Trichomycteridae, Copionodontinae e Trichogeninae, através de caracteres morfológicos inéditos e de bibliografia.

## 2. HISTÓRICO

A primeira espécie da família Trichomycteridae a ser formalmente descrita foi *Eremophilus mutisii* Humboldt, 1805. Após esse trabalho *Trichomycterus nigricans* Valenciennes, 1832, espécie-tipo do gênero, foi descrita baseado em um único exemplar proveniente de Santa Catarina (*in* HUMBOLDT, 1933).

EIGENMANN (1918), na última revisão global da família, defendeu o nome *Pygidium* Meyen, 1934 como válido, considerando *Trichomycterus* um sinônimo deste. Apesar de GILL (1872) haver reconhecido Trichomycteridae como família, EIGENMANN & EIGENMANN (1888, 1890) e EIGENMANN (1918) utilizaram o nome Pygidiidae. Entretanto TCHERNAVIN (1944), na sua “Revision of some Trichomycterinae based on material preserved in the British Museum (Natural History)”, forneceu uma história detalhada dos nomes *Trichomycterus* e *Pygidium*, concluindo que a proposta de Eigenmann para substituir o nome *Trichomycterus* por *Pygidium* não tinha fundamento, uma vez que o nome *Trichomycterus* tinha prioridade sobre o nome *Pygidium*.

Apesar desta confusão nomenclatural, EIGENMANN (1918), passou a ser a grande referência sobre a família, então denominada Pygidiidae, pois compilava toda a informação disponível na época sobre as descrições originais, distribuição, habitat e biologia de algumas espécies, além da descrição de algumas espécies novas. Neste trabalho foram



consideradas seis subfamílias de Pygidiidae: Nematogenyinae, Pygidiinae, Pareiodontinae, Vandelliinae, Stegophilinae e Tridentinae. Um dos aspectos mais interessantes do trabalho de EIGENMANN (1918) é a representação da árvore filogenética da família, com topologia bem semelhante a atual (DE PINNA, 1998), anterior as propostas de HENNIG (1950). Entre as congruências desta árvore com a atual (DE PINNA, 1998) vale ressaltar, o agrupamento das subfamílias derivadas Stegophilinae, Vandelliinae e Tridentinae, e o reconhecimento da primitividade da subfamília Nematogenyinae. Apesar de reconhecer a ausência das especializações presentes nos outros membros da família Trichomycteridae, Eigenmann só elevou o status taxonômico da subfamília Nematogenyinae à família, em 1927, porém reconhecendo que sua única espécie, *Nematogenys inermis* (Guichenot, 1848), fosse o ancestral mais próximo dos Pygidiidae (= Trichomycteridae) do que qualquer outra espécie atual (EIGENMANN, 1927). Esse novo arranjo taxonômico só foi devidamente incorporado após o trabalho de BASKIN (1973), mesmo assim com alguma resistência (ARRATIA *et al.*, 1978).

MYERS (1944) designou a subfamília Glanapteryginae, para agrupar três gêneros e espécies bem distintas do alto rio Negro, no Brasil (MYERS, 1944). Em 1966, Myers e Weitzman, na descrição de duas espécies da bacia Amazônica do Brasil e da Colômbia, pertencentes a dois gêneros, *Sarcoglanis* e *Malacoglanis*, designaram uma outra subfamília, Sarcoglanidinae (MYERS & WEITZMAN, 1966).

Após a divulgação das idéias da sistemática filogenética, principalmente depois da tradução para o Inglês do livro de HENNIG (1966), esta metodologia passou a ser aplicada em diversos grupos biológicos. O primeiro trabalho sobre sistemática filogenética, ou cladismo, envolvendo a família Trichomycteridae, e um dos primeiros sobre bagres, foi a dissertação de doutorado de BASKIN (1973). Baskin reconheceu em seu trabalho seis subfamílias em Trichomycteridae: Trichomycterinae, Glanapteryginae, Sarcoglanidinae,



Tridentinae, Stegophilinae e Vandelliinae. Além de estabelecer as relações de parentesco entre as subfamílias, verificou o monofiletismo destas, estabelecendo sinapomorfias para todas exceto Trichomycterinae. Neste mesmo trabalho, sinonimizou Pareiodontinae como parte de Stegophilinae.

Quanto as relações entre as famílias de Loricarioidea, BASKIN (1973) propôs que Nematogenyidae fosse o grupo-irmão de todas as outras famílias (Callichthyidae, Loricariidae, Astroblepidae e Trichomycteridae), justificando assim a colocação de *Nematogenys inermis*, em uma família a parte. Segundo BASKIN (1973) Trichomycteridae seria grupo-irmão do grupo formado por Callichthyidae, Loricariidae e Astroblepidae. E Nematogenyidae grupo-irmão destas quatro famílias, sendo a família mais primitiva de Loricarioidea. Apesar da relevância do trabalho, Baskin jamais publicou os dados de sua dissertação.

BRITSKI & ORTEGA (1983) descreveram um novo gênero e espécie, *Trichogenes longipinnis*, coletado num pequeno rio costeiro do Estado de São Paulo. Embora claramente distinto dos demais representantes da família (anal com muitos raios, placa opercular com dois grupos de odontódeos, e olho com margem orbital livre), foi situado na subfamília Trichomycterinae, apesar da sugestão dos autores para sua inclusão numa subfamília à parte. ISBRÜCKER (1986) designou a subfamília monotípica Trichogeninae, sem justificativa, em uma revista de aquarofilia alemã.

DE PINNA (1989) demonstrou a natureza não monofilética da subfamília Trichomycterinae, mostrando que algumas espécies dessa subfamília eram na verdade mais aparentadas a outras subfamílias, e através da ausência de caracteres derivados compartilhadas por todos os representantes da subfamília. Estes dados corroboraram a hipótese de BASKIN (1973), e evidenciaram a incompatibilidade da taxonomia tradicional com os conceitos filogenéticos, onde simplesiomorfias podiam ser utilizadas como

evidências de grupos formalmente propostos como nos trabalhos de EIGENMANN (1918), MYERS (1944) e ARRATIA *et al.* (1978). Em seguida, ARRATIA (1990a) tentou encontrar sinapomorfias para a subfamília Trichomycterinae, examinando os gêneros que então compunham a subfamília (*Bullockia*, *Eremophilus*, *Hatcheria*, *Rhizosomichthys*, *Scleronema* e *Trichomycterus*) encontrando sinapomorfias para todos exceto *Trichomycterus*. Porém uma vez mais os caracteres utilizados por ARRATIA (1990) se demonstraram insuficientes para definir Trichomycterinae, uma vez que não estavam presentes em todos os representantes do grupo, como demonstrado por DE PINNA (1998).

A partir de então a subfamília Trichomycterinae passou a ser gradualmente desconstruída. COSTA & BOCKMANN (1983) reconheceram um grupo de pelo menos nove espécies inicialmente inseridas em *Trichomycterus*, como sendo grupo-irmão do clado TSVSG (Tridentinae, Stegophilinae, Vandelliinae, Sarcoglanidinae e Glanapteryginae) designado pelos mesmos. Um novo gênero, *Ituglanis*, foi criado para abrigar estas espécies, porém sem que houvesse criação de uma nova subfamília. Assim como *Ituglanis*, *Scleronema* também foi excluído de Trichomycterinae e proposto como grupo-irmão do clado incluindo *Ituglanis* e o clado TSVSG, baseado na redução da placa interopercular, na forma do urohial e número de vértebras abdominais. Assim como vem ocorrendo com *Trichomycterus*, o gênero *Eremophilus* foi reavaliado, e por conseguinte *E. camposi* Ribeiro, 1957 foi transferido para o gênero *Listura* (DE PINNA, 1988), e *E. candidus* Ribeiro, 1949 para *Trichomycterus* (BARBOSA & COSTA, 2003b), evidenciando não somente a natureza não monofilética do gênero *Trichomycterus*.

A subfamília Copionodontinae foi a última a ser formalmente descrita por DE PINNA (1992), baseada na descrição de dois gêneros e três espécies novas, todas simpátricas da Chapada Diamantina, Bahia. Neste trabalho DE PINNA (1992) estabeleceu Copionodontinae como grupo-irmão de *Trichogenes* e os demais Trichomycteridae.

tornando Copionodontinae a subfamília mais primitiva da família. Com a inclusão desses novos táxons basais, apresentando estados de caracteres antes desconhecidos para a família, uma nova proposta de polarização dos caracteres e dos grupos externos foi estabelecida. Sob esta nova ótica, a família Nematogenyidae passou a ser considerada grupo-irmão de Trichomycteridae, resgatando as idéias de EIGENMANN (1918; 1927). Porém ao invés de transferir *Nematogenys* para uma subfamília basal de Trichomycteridae, como proposto por EIGENMANN (1918), MYERS (1944), RIBEIRO (1956) e ARRATIA *et al.* (1978), DE PINNA (1992) preferiu manter a categoria de família, para respeitar a proposta mais recente e difundida do nome Nematogenyidae. Posteriormente uma nova espécie de *Copionodon* da mesma região foi descrita, elevando para quatro as espécies de Copionodontinae (CAMPANARIO & DE PINNA, 2000).

DE PINNA (1998) sintetizou e revisou as relações filogenéticas entre os bagres neotropicais baseado em informações publicadas e originais. Neste trabalho entre outras coisas, compilou as informações sobre a superfamília Loricarioidea, confirmou Nematogenyidae como grupo-irmão de Trichomycteridae e estas duas famílias como grupo-irmão de Callichthyidae, Scoloplacidae, Astroblepidae e Loricariidae. No que se refere a família Trichomycteridae, colocou em dúvida a relação de Trichogeninae com os demais Trichomycteridae e com Copionodontinae, criando uma tritomia na base do cladograma. Apesar da exclusão/inclusão de espécies na subfamília Trichomycterinae, manteve a posição não monofilética da subfamília Trichomycterinae, porém justificando e apontando as principais causas desse problema. Todos esses problemas estão diretamente relacionados ao gênero *Trichomycterus* sendo os principais, a natureza não monofilética do grupo, a complicada história taxonômica, com diversos nomes disponíveis e questionáveis e a grande quantidade de espécies novas a serem formalmente descritas (DE PINNA, 1998).

No trabalho mais recente sobre sistemática de peixes neotropicais, DE PINNA & WOSIACKI (2003) apesar das evidências acerca de Copionodontinae ser grupo-irmão de Trichogeninae, mantiveram as duas subfamílias distintas.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Táxons terminais

A família Trichomycteridae encontra-se dividida em subfamílias, e alguns gêneros não pertencem a nenhuma subfamília específica. Estas subfamílias, por sua vez, são geralmente constituídas por poucos gêneros e espécies, tendo suas relações de parentesco bem estabelecidas (BASKIN, 1973; BRITSKI & ORTEGA, 1983; COSTA & BOCKMANN, 1993; 1994b; DE PINNA, 1992). Uma exceção é a subfamília Trichomycterinae que até hoje permanece parafilética (DE PINNA, 1989; 1992), comportando a grande maioria das espécies da família. Dessa forma, foram utilizados como táxons terminais uma espécie de cada subfamília basal, uma de cada gênero recentemente retirados de Trichomycterinae, *Scleronema* e *Ituglanis*, e uma espécie do grupo mais derivado denominado TSVSG (COSTA & BOCKMANN, 1993). A subfamília Trichomycterinae é representada por cinco espécies, sendo duas pertencentes aos gêneros monotípicos, *Hatcheria* e *Bullockia*, e três de *Trichomycterus*, sendo duas do Sudeste do Brasil, e uma dos Andes. Como o gênero *Trichomycterus* é o comprovadamente parafilético e comporta quase a metade das espécies da família optou-se por utilizar algumas espécies para representá-lo (DE PINNA, 1989, 1998; COSTA & BOCKMANN, 1993); único da família. Estas duas espécies do sudeste do Brasil pertencem a dois complexos de espécies distintos, *Trichomycterus* sp. n. 1 é do complexo *T. zonatus* (Eigenmann, 1918), enquanto *Trichomycterus* sp. n. 2 é do complexo *T. immaculatus* (Eigenmann & Eigenmann, 1889) e possivelmente estreitamente relacionada à espécie-tipo

*T. nigricans* Valenciennes, 1832 baseado no padrão de poros sensoriais, número de raios da nadadeira peitoral, posição da nadadeira dorsal em relação a anal, número de odontóides e padrão de colorido (ARRATIA, 1998; LIMA & COSTA, no prelo).

Como grupo externo foi utilizada a única espécie da família Nematogenyidae, grupo-irmão de Trichomycteridae e uma espécie basal de Callichthyidae. Como as demais famílias de Loricarioidea são compostas por grupos altamente modificados, dificultando o reconhecimento de estruturas homólogas e o estabelecimento dos estados dos caracteres, foi utilizada apenas a família Callichthyidae por apresentar posição mais basal entre as famílias (Callichthyidae, Scoloplacidae, Astroblepidae e Loricariidae) que formam o grupo-irmão de Trichomycteridae + Nematogenyidae (DE PINNA, 1998). No total foram estudados 12 táxons terminais aqui listados. Na lista de material utilizado está indicado o número de exemplares observados, e entre parênteses o número de indivíduos diafanizados e corados. As abreviações para as instituições são: MUSM, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marco, Lima; MZUSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo; UFRJ, Laboratório de Ictiologia Geral e Aplicada da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

#### *Grupos externos*

Família Callichthyidae: *Lepthoplosternum pectorale* (Boulenger, 1895), UFRJ 5790, 1 ex., UFRJ 5631, (1 ex.).

Família Nematogenyidae: *Nematogenys inermis* (Guichenot, 1848), MZUSP 36957, 2 ex. Dados osteológicos obtidos de bibliografia (BASKIN, 1973; ARRATIA & CHANG, 1975; ARRATIA *et al.*, 1978; ARRATIA, 1983; 1990; ARRATIA & HUAQUIN, 1995).

### *Grupo interno*

#### Família Trichomycteridae

Subfamília Copionodontinae: *Copionodon sp.* MZUSP 48962, 8 ex., (2 ex.).

Subfamília Trichogeninae: *Trichogenes longipinnis* Britski & Ortega, 1983, UFRJ 0861, 3 ex., UFRJ 0682, (2 ex.).

Subfamília Trichomycterinae: *Hatcheria macraei* (Girard, 1855), MZUSP 35687, 1 ex., (1 ex.); *Bullockia maldonadoi* (Eigenmann, 1928), MZUSP 36958, 1 ex., (1 ex.); *Trichomycterus sp. n. 1*, UFRJ 5643, 20 ex., UFRJ 5563, (1 ex.); *Trichomycterus sp. n. 2*, UFRJ 1633, 5 ex., UFRJ 5718, (3 ex.); *Trichomycterus sp. (Andes)*, MUSM 2012, 9 ex., (1 ex.).

Subfamília Sarcoglanidinae: *Microcambeva sp. n.*, MZUSP 78617, 4 ex., MZUSP 68169, (3 ex.), MZUSP 79953, (1 ex.).

*Incertae sedis*: *Ituglanis parahybae* (Eigenmann, 1918), UFRJ 0702, 3 ex., UFRJ 1103, (1 ex.); *Scleronema sp.*, UFRJ 4185, 27 ex., UFRJ 5826, (2 ex.).

### 3.2. Levantamento de caracteres

O levantamento dos caracteres foi baseado em dados merísticos, de morfologia externa e osteológicos. Os dados merísticos e osteológicos foram obtidos a partir de exemplares diafanizados e corados para ossos e cartilagens seguindo o método de TAYLOR & VAN DYKE (1985), onde os ossos são corados de vermelho, e as cartilagens de azul. Como nem todas as espécies apresentavam indivíduos devidamente corados para cartilagens, dificultando a visualização de seus limites, evitou-se utilizar caracteres de cartilagem. Os dados de morfologia externa foram retirados de exemplares preservados em álcool 70%.

Sempre que possível os caracteres foram corroborados com informação bibliográfica, em parte para compensar o pequeno número de indivíduos diafanizados e corados (ARRATIA, 1983, 1990b; ARRATIA *et al.*, 1978; ARRATIA & MENU-MARQUE, 1981, 1984; BASKIN, 1973; COSTA & BOCKMANN, 1993, 1994b; DE PINNA, 1992; REIS, 1997). Também foram evitados caracteres que apresentassem variabilidade intraespecífica ou ontogenética (ARRATIA, 1983, ARRATIA *et al.*, 1978). Os caracteres bibliográficos referentes a musculatura foram excluídos por não haver material preparado para conferir estes dados (DE PINNA, 1998). No caso dos caracteres merísticos só foram utilizados aqueles que não apresentaram sobreposições entre os valores.

Para os dados osteológicos foram feitos desenhos das seguintes estruturas: aparato opercular e suspensório mandibular, dentário, arco hióide e arco branquial, neurocrânio (vista ventral e dorsal), cintura pélvica e peitoral, e esqueleto caudal. Estes desenhos foram feitos com auxílio de um microscópio estereoscópio Leica MS 5, acoplado a uma câmara clara, representando, sempre que possível, o lado esquerdo dos exemplares. Devido a carência de exemplares diafanizados e corados de *Nematogenys inermis* (grupo externo) foram utilizadas ilustrações retiradas de bibliografia (BASKIN, 1973; ARRATIA & CHANG, 1975; ARRATIA *et al.*, 1978; ARRATIA, 1983, 1990b; ARRATIA & HUAQUIN, 1995). Apesar de existência de um lote com dois exemplares adultos, provenientes de permuta no Laboratório de Ictiologia Geral e Aplicada da UFRJ, não foi possível diafanizar nenhum deles pois trata-se de material escasso nas coleções de museus, com poucos espécimens coletados, e cada vez mais raro tendo em vista o declínio das populações naturais de *N. inermis* (DE PINNA, 1998).



### 3.3. Análise filogenética

A metodologia utilizada para inferir relações filogenéticas foi a cladista, usando o princípio de parcimônia (WILEY, 1981; KITCHING *et al.*, 1998). A obtenção de cladogramas mais parcimoniosos foi feita através dos programas Hennig 86 1.5 (FARRIS, 1988).

A polarização dos caracteres seguiu o método de comparação com o grupo externo (WATROUS & WHEELER, 1981) e dados provenientes de estudos filogenéticos recentes da família Trichomycteridae e da superfamília Loricarioidea (LUNDBERG & BASKIN, 1969; BASKIN, 1973; ARRATIA, 1983; BRITSKI & ORTEGA, 1983; COSTA & BOCKMANN, 1993, 1994b; DE PINNA, 1992, 1998).

Os caracteres multiestado foram tratados como ordenados ou não de acordo com natureza ou lógica dos mesmos. Assim caracteres merísticos ou com série de transformação aparentemente lógicos foram ordenados, enquanto que caracteres como forma dos dentes, da cabeça e da nadadeira caudal não foram ordenados (caracteres não ordenados: 16, 19, 20, 31, 34 e 39).

Para o processamento dos dados da matriz foi utilizado o algoritmo "ic\*" (implicit enumeration), pois este produz uma busca exaustiva de todos os cladogramas mais parcimoniosos (PLATNICK, 1989). Como foi obtido mais de um cladograma igualmente parcimonioso, um comando de consenso estrito foi utilizado (SOKAL & ROHLF, 1981). Embora este comando reduza a informação contida nas árvores, ela enfatiza os componentes comuns dos cladogramas obtidos, produzindo uma topologia com menor comprimento e todos os nós resolvidos (NIXON & CARPENTER, 1996).

Quando a otimização dos caracteres permitiu mais de uma interpretação igualmente parcimoniosa para explicar o surgimento de um determinado estado na topologia do cladograma, foi priorizada a opção ACCTRAN (accelerated transformation optimization)



onde as homoplasias são interpretadas como reversões ao invés de convergências, para testar as hipóteses primárias de homologia (KITCHING *et al.*, 1998; DE PINNA, 1991).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Análise dos caracteres

Os caracteres abaixo estão separados em duas partes: 1) inéditos ou modificados de bibliografia (42) e 2) retirados da bibliografia sem modificação (21). Apenas os caracteres bibliográficos que foram modificados estão acompanhados de explicações mais detalhadas.

A seguir é apresentada uma listagem dos caracteres levantados e utilizados na construção da matriz. Os caracteres inéditos ou modificados de bibliografia estão reunidos por unidades anatômicas, nas seguintes categorias: suspensório mandibular e aparato opercular (11); arco hióide (6); dentário (5); cintura peitoral (4); nadadeiras dorsal e anal (2); cintura pélvica (4); vértebras, costelas e esqueleto caudal (3); e neurocrânio (7). O estado ancestral é "0", enquanto os estados derivados são codificados com números de acordo com a quantidade de estados apomórficos identificados (1,2,3, etc.). Quando um táxon não apresentava determinado caracter, ou não havia informação disponível (principalmente para *Nematogenys inermis*) foi utilizado o símbolo "-".

Os caracteres de bibliografia, estão agrupados no final desta seção, referidos apenas o estado apomórfico e ao grupo que se referem. Todas essas sinapomorfias e autapomorfias foram verificadas para corroborar sua validade.

### Suspensório mandibular e aparato opercular

1. Forma do metapterigóide. Estado 0: muito alongado, com a área de contato com o quadrado igual a do hiomandibular, a porção antero-dorsal do hiomandibular truncada (Figura 3A); estado 1: alongado, com área de contato com o quadrado igual a do

hiomandibular, a porção anterior do hiomandibular truncada (Figura 1A); estado 2: curto, com área de contato com o quadrado maior que o contato com o hiomandibular, a porção anterior do hiomandibular trapezóide (Figura 1B); estado 3: vestigial, com área de contato apenas com o quadrado, porção anterior do hiomandibular afilada (Figura 1C).

COSTA & BOCKMANN (1983) relataram a redução do metapterigóide como uma sinapomorfia do clado formado pelas subfamílias mais derivadas, no caso Tridentinae, Stegophilinae, Vandelliinae, Sarcoglanidinae e Glanapteryginae (TSVSG), porém o metapterigóide é bastante alongado no grupo externo, um pouco menos em *Copionodon* e *Trichogenes*, e triangular na subfamília Trichomycterinae, *Scleronema* e *Ituglanis*. A área de contato do metapterigóide com o quadrado e o hiomandibular também se altera, tornando-se desigual, e chegando ao extremo de estar relacionado apenas ao quadrado nos grupos mais derivados. A porção anterior do hiomandibular modificado em um processo longo é uma sinapomorfia de Glanapteryginae e Sarcoglanidinae (COSTA & BOCKMANN, 1994b)

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*

Estado 1. *Copionodon*, *Trichogenes*

Estado 2. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*

Estado 3. *Microcambeva*

2. Forma do quadrado. Estado 0: trapezóide (Figura 1A); estado 1: em forma de “L”, com o eixo vertical maior ou igual ao horizontal (Figura 1B); estado 2: eixo vertical menor que o horizontal (Figura 1C).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*, *Copionodon*

Estado 1. *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2,

*Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*

Estado 2. *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

3. Forma do pré-opérculo. Estado 0: forma abaulada (Figura 2A); estado 1: a extremidade anterior se alarga gradualmente com uma convexidade na região ventral (Figura 2B); estado 2: a extremidade se alarga abruptamente com uma convexidade na região ventral (Figura 2C).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*, *Copionodon*, *Trichogenes*,

Estado 1. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Scleronema*, *Ituglanis*,

*Microcambeva*

Estado 2. *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*

4. Processo na região posterior do pré-opérculo. Estado 0: simples (Figura 2C); estado 1: bifurcado (Figura 2B).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*, *Copionodon*, *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2

5. Depressão na região mediana dorsal do hiomandibular. Estado 0: suave (Figura 2A); estado 1: profunda (Figura 2B).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*, *Copionodon*, *Trichogenes*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2

6. Processo na porção anterior da região articular do hiomandibular. Estado 0: reduzido ou ausente (Figura 2B); estado 1: alongado (Figura 2A).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Copionodon*, *Trichogenes*

7. Forma da placa opercular. Estado 0. laminar (Figura 3A); estado 1: compacto, formando um pedúnculo (Figura 1A); estado 2: compacto, com uma constrição no pedúnculo (Figura 3B).

Assim como a presença de odontódeos restrita as placas interopercular e opercular, a forma destas placas é bem distinta dos demais grupos de Siluriformes. Curiosamente BASKIN (1973) mencionou apenas essa distribuição de odontódeos como sinapomorfia para a família, uma vez que a subfamília mais primitiva (Copionodontinae), que não possui odontódeos operculares, não havia sido descoberta ainda. DE PINNA (1992) mencionou a forma compacta, não laminar, com a metade ventral estreita e alongada como sinapomorfia para família. Porém *Hatcheria*, *Bullockia* e pelo menos alguns *Trichomycterus* dos Andes apresentam uma constrição no pedúnculo onde se inserem os odontódeos.

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*

Estado 1. *Copionodon*, *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2. *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 2. *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*

8. Forma do processo antero-ventral da placa opercular. Estado 0: normal (Figura 2A); estado 1: alongado (Figura 2C).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*, *Copionodon*, *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*

9. Forma da placa interopercular. Estado 0: laminar com articulação na porção mediana (Figura 3A); estado 1: com expansão póstero-ventral com odontódeos associados, e articulação na porção mediana (Figura 3B); estado 2: com expansão póstero-ventral com odontódeos associados, e articulação na porção anterior (Figura 3C).

Talvez a característica mais evidente da família Trichomycteridae, foi apontada como sinapomorfia por BASKIN (1973), porém referindo-se apenas a presença da placa de odontódeos. DE PINNA (1992) modificou o caracter ao descrever a forma da placa interopercular, contudo sem mencionar a posição da articulação.

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*

Estado 1. *Copionodon*, *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*

Estado 2. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Ituglanis*, *Scleronema*, *Microcambeva*

10. Forma dos odontódeos interoperculares. Estado 0: finos e longos (Figura 3B); estado 1: pequenos e largos (Figura 3C).

Em Callichthyidae (*Lepthoplosternum*) o corpo é todo recoberto de pequenos odontódeos, principalmente nas placas que recobrem o corpo, nas nadadeiras e na placa opercular, porém estes encontram-se ausentes no interopérculo que é laminar e bem reduzido. Enquanto que em Nematogenyidae os odontódeos estão restritos ao espinho da nadadeira peitoral, e completamente ausentes nas placas opercular e interopercular (BASKIN, 1973).

Estado 0. *Copionodon*, *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*

Estado 1. *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

11. Número de odontódeos operculares. Estado 0: nenhum; estado 1: 15 ou menos; estado 2: mais de 15.

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*, *Copionodon*,

Estado 1. *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 2. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2

### **Arco hióide**

12. Forma do urohial. Estado 0: compacto(Figura 4A); estado 1: expandida (Figura 4B); estado 2: expandida com as extremidades laterais finas e alongadas (Figura 4C).

A forma do urohial expandida com as extremidades laterais finas e alongadas foi outra das características utilizadas por COSTA & BOCKMANN (1983) para justificar a retirada de *Scleronema* e *Ituglanis* e relacioná-los ao clado TSVSG. Porém nos grupos mais primitivos, tanto no grupo externo, como no grupo interno, o urohial é bem compacto,

com uma forma losangular, enquanto nos gêneros *Trichomycterus*, *Hatcheria* e *Bullockia* ele apresenta uma forma intermediária, com projeções bem desenvolvidas, mas não alongadas e finas.

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Copionodon*, *Trichogenes*

Estado 1. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp.

(Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*,

Estado 2. *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

13. Forma da porção anterior do urohial. Estado 0: retangular (Figura 4A); estado 1: triangular (Figura 4C).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Copionodon*, *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. n. 1

Estado 1. *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

14. Quebra de direção do processo lateral do urohial. Estado 0: ausente (Figura 5A); estado 1: presente (Figura 5B).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Copionodon*, *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. n. 1,

*Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Scleronema*, *Ituglanis*,

*Microcambeva*

Estado 1. *Hatcheria*, *Bullockia*

15. Forma do hipohial. Estado 0: compacto (Figura 5A); estado 1: alongado (Figura 5C).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2,

*Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Copionodon*, *Trichogenes*

16. Expansão da porção interna do ceratohial anterior. Estado 0: ausente (Figura 5A); estado 1: presente apenas na extremidade posterior (Figura 5B); estado 2: presente da metade até a extremidade posterior (Figura 5C).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp.

n. 2, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*

Estado 2. *Copionodon*

17. Forma do ceratohial posterior. Estado 0: triangular (Figura 5C); estado 1: curvo (Figura 4B).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Copionodon*, *Trichogenes*, *Microcambeva*

Estado 1. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*

## Dentário

18. Distribuição dos dentes. Estado 0: até a base do processo dorsal (Figura 6A); estado 1: antes da base do processo dorsal (Figura 6B).

Estado 0. *Copionodon*, *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*

Estado 1. *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*



19. Forma dos dentes. Estado 0: cônicos; estado 1: bifurcados; estado 2: em forma de pá; estado 3: espatulados.

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes),

*Hatcheria*, *Bullockia*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Nematogenys*, *Trichogenes*

Estado 2. *Copionodon*

Estado 3. *Scleronema*, *Trichomycterus* sp. n. 1

20. Altura do processo dorsal. Estado 0: ausente; estado 1: baixo; estado 2: alto; estado 3: muito alto.

Estado 0. *Lepthoplosternum*

Estado 1 *Scleronema*, *Ituglanis*

Estado 2. *Nematogenys*, *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n.

2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Copionodon*,

Estado 3. *Microcambeva*

21. Forma da extremidade posterior do dentário. Estado 0: pontudo (Figura 6B); estado 1: truncado (Figura 6A).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2,

*Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Copionodon*, *Trichogenes*

22. Tamanho das inserções da cartilagem mediana. Estado 0: iguais entre si (Figura 6A); estado 1: a posterior maior que a anterior (Figura 6B).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Copionodon*, *Trichogenes*

Estado 1. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp.

(Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

### **Cintura peitoral**

23. Filamento peitoral. Estado 0: ausente; estado 1: presente.

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*, *Copionodon*, *Trichogenes*, *Hatcheria*,

*Bullockia*, *Scleronema*, *Microcambeva*

Estado 1. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2 *Trichomycterus* sp. (Andes),

*Ituglanis*

24. Número de raios da nadadeira peitoral. Estado 0: 5-10; estado 1: 11-13.

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus*

sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*,

*Microcambeva*

Estado 1. *Copionodon*, *Trichogenes*

25. Processo laminar na parte externa do cleitro. Estado 0: ausência (Figura 7B); estado 1: presente (Figura 7A).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2,

*Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Copionodon*, *Trichogenes*

26. Forma do processo alongado na parte interna do cleitro. Estado 0: reto (Figura 7B); estado 1: angular (Figura 7A).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Copionodon*, *Trichogenes*

### **Nadadeiras Dorsal e Anal**

27. Número de raios da nadadeira dorsal. Estado 0: 9 ou menos; estado 1: 10-12; estado 2: mais de 12.

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Copionodon*, *Trichogenes*, *Microcambeva*

Estado 1. *Nematogenys*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Scleronema*, *Ituglanis*

Estado 2. *Hatcheria*, *Bullockia*

28. Número de raios da nadadeira anal. Estado 0: 6-11; estado 1: 12 ou mais.

Apesar do número elevado de raios na nadadeira anal de *Trichogenes* (30-34) ter sido mencionado como autapomórfico (BRITSKI & ORTEGA, 1983; DE PINNA, 1998) a presença de mais de 12 raios na nadadeira anal parece ser característica partilhada entre *Copionodon* e *Trichogenes*.

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Copionodon*, *Trichogenes*

## Cintura pélvica

29. Forma do processo posterior. Estado 0: normal ou desenvolvido (Figura 8C); estado 1: reduzido ou ausente (Figura 8A).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Microcambeva*

Estado 1. *Copionodon*, *Trichogenes*, *Ituglanis*, *Nematogenys*

30. Número de projeções do basiopterígio. Estado 0: uma (Figura 8A); estado 1: duas (Figura 8B); estado 2: três (Figura 8C).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Trichogenes*

Estado 1. *Nematogenys*, *Copionodon*, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 2. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2

31. Forma das projeções. Estado 0: laminar (Figura 8A); estado 1: espessas (Figura 8B); estado 2: delgadas (Figura 8C).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Copionodon*, *Trichogenes*,

Estado 1. *Hatcheria*, *Bullockia*

Estado 2. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*, *Nematogenys*

32. Junção entre as cinturas pélvicas. Estado 0: mais de 2/3; estado 1: metade ou menos.

Estado 0. *Lepthoplosternum*

Estado 1. *Nematogenys*, *Copionodon*, *Trichogenes*, *Bullockia*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

### **Vértebras, Costelas e Esqueleto caudal**

33. Fusão das placas caudais. Estado 0: parahipural-hipurais 1-5; estado 1: parahipural-hipurais 1-2 + hipurais 3-5 (Figura 9A); estado 2: parahipural-hipurais 1-2 + hipural 3 + hipurais 4-5 (Figura 9B); estado 3: parahipural-hipurais 1-2 + hipural 3 + hipural 4 + hipural 5 (Figura 9C); estado 4: parahipural + hipurais 1-2 + hipural 3 + hipural 4 + hipural 5 (Figura 9D).

Estado 0. *Nematogenys*

Estado 1. *Copionodon*

Estado 2. *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Trichogenes*

Estado 3. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*,

*Microcambeva*

Estado 4. *Lepthoplosternum*

34. Forma da nadadeira caudal. Estado 0: emarginada; estado 1: arredondada; estado 2: subtruncada ou truncada.

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Copionodon*, *Trichogenes*, *Hatcheria*, *Microcambeva*

Estado 1. *Nematogenys*, *Ituglanis*

Estado 2. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp.

(Andes), *Bullockia*, *Scleronema*

35. Número de raios da nadadeira caudal. Estado 0: 14; estado 1: 17; estado 2: 13.

Estado 0. *Lepthoplosternum*

Estado 1. *Nematogenys*, *Copionodon*, *Trichogenes*

Estado 2. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp.

(Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

### Neurocrânio

36. Tamanho do processo postero-lateral do palatino. Estado 0: curto (Figura 10A); estado

1: longo (Figura 10B).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*, *Copionodon*, *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Hatcheria*, *Bullockia*

37. Concavidade na porção mediana interna do palatino. Estado 0: ausente (Figura 11A);

estado 1: presente (Figura 11B).

Apesar de mencionado por COSTA & BOCKMANN (1983) como autapomorfia de *Ituglanis*, a concavidade na porção interna do palatino está também presente em *Copionodon* e *Trichogenes*.

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Microcambeva*

Estado 1. *Copionodon*, *Trichogenes*, *Ituglanis*

38. Direção do processo postero-lateral do palatino. Estado 0: voltado obliquamente para o lado externo (Figura 11A); estado 1: voltado obliquamente para o lado interno (Figura 11B).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2,

*Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Nematogenys*, *Copionodon*, *Trichogenes*

39. Forma da cabeça. Estado 0: arredondada; estado 1: trapezoidal ou quadrada; estado 2: triangular.

Estado 0. *Lepthoplosternum*

Estado 1. *Nematogenys*, *Copionodon*, *Trichogenes*, *Trichomycterus* sp. n. 1,

*Trichomycterus* sp. (Andes), *Scleronema*, *Ituglanis*

Estado 2., *Trichomycterus* sp. n. 2, *Hatcheria*, *Bullockia*, *Microcambeva*

40. Processo lateral do etmóide. Estado 0: ausente (Figura 12A); estado 1: presente pouco desenvolvido; estado 2: presente bem desenvolvido (Figura 12B).

DE PINNA (1998) menciona alguns possíveis caracteres que sugerem relação de *Copionodon* e *Trichogenes*. Mas a característica que mais chama atenção acerca deste possível relacionamento é a presença de um processo lateral bem desenvolvido na lateral do etmóide destes dois gêneros. DE PINNA (1992) se refere a direção deste processo (lateral vs. posterior) como autapomórfico para Copionodontinae, porém a presença deste processo também em *Trichogenes* não é mencionada.

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2,

*Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Nematogenys*

Estado 2. *Copionodon*, *Trichogenes*

41. Forma do frontal. Estado 0: compacto (Figura 13A); estado 1: alongado (Figura 13B).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Copionodon*, *Trichogenes*

Estado 1. *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp.

(Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

42. Posição do aparelho de Weber e da bexiga natatória encapsulada. Estado 0: fortemente fusionado ao neurocrânio (Figura 13B); estado 1: fracamente fusionado ao neurocrânio (Figura 13A).

Estado 0. *Lepthoplosternum*, *Nematogenys*, *Trichomycterus* sp. n. 1, *Trichomycterus* sp. n. 2, *Trichomycterus* sp. (Andes), *Hatcheria*, *Bullockia*, *Scleronema*, *Ituglanis*, *Microcambeva*

Estado 1. *Copionodon*, *Trichogenes*

## **4.2. Sinapomorfias retiradas da bibliografia**

### **Nematogenyidae + Trichomycteridae**

43. Redução da junção medial da cintura peitoral, com perda das interdigitações coracóides (DE PINNA, 1992).

44. Localização posterior da nadadeira dorsal, com o primeiro pterigioporo localizado entre os espinhos neurais da nona e décima vértebra livre (DE PINNA, 1992).

45. Perda total do espinho dorsal e mecanismo de trava (BASKIN, 1973).

46. Presença de raios procorrentes na nadadeira dorsal (DE PINNA, 1992).



47. Presença de barbilhão nasal associado a narina anterior (DE PINNA, 1998).

### **Trichomycteridae**

48. Opérculo e interopérculo unidos por um forte ligamento (DE PINNA, 1992).

49. Barbilhão rictal com a base inserida na maxila (BASKIN, 1973).

50. Escapulo-coracóides não alinhados numa paralela mediana (BASKIN, 1973).

51. Redução do espinho na nadadeira peitoral (BASKIN, 1973).

### **“Trichomycterinae” + *Scleronema* + *Ituglanis* + TSVSG**

52. Esfenótico, proótico e pterosfenóide fusionados (BASKIN, 1973; DE PINNA, 1992).

53. Cinco ou menos raios na nadadeira pélvica (DE PINNA, 1992).

54. Ramo infraorbital do canal latero-sensorial incompleto (DE PINNA, 1992).

55. Capsula Weberiana com aberturas laterais reduzidas, bem menor que seu perfil lateral (DE PINNA, 1992).

56. Interhial ausente (BASKIN, 1973; DE PINNA, 1992) (Figura 4).

### ***Scleronema* + *Ituglanis* + TSVSG**

57. Três ou menos vértebras abdominais (ARRATIA, 1990; COSTA & BOCKMANN, 1993; DE PINNA, 1998).

58. Placa interopercular de odontódeos reduzida (COSTA & BOCKMANN, 1993) (Figura 1).

### ***Ituglanis* + TSVSG**

59. Redução do número de costelas (um a seis pares) (COSTA & BOCKMANN, 1993).

### **Copionodontinae + Trichogeninae**

- 60. Processo na extremidade antero-lateral do primeiro hipobranquial (DE PINNA, 1998).
- 61. Fossa subtemporal alargada tornando o pterótico oco em vista ventral (DE PINNA, 1998).
- 62. Endopterigóides fusionados na superfície ventral do palatino (DE PINNA, 1998) (Figura 11).
- 63. Alongamento das hipurapófises do esqueleto caudal (DE PINNA, 1998).

### **4.3. Autapomorfias encontradas na presente análise filogenética**

#### ***Copionodon* sp.**

- Processo anteorbital do etmóide lateral direcionado postero-lateralmente (DE PINNA, 1992) (Figura 12B).
- Porção acessória de odontódeos na extremidade póstero-dorsal do interopérculo (DE PINNA, 1992) (Figura 2A).
- Maxila articulando diretamente com o dentário (DE PINNA, 1992).
- Maxila e pré-maxila unidos por dois processos, um em cada osso (DE PINNA, 1992).
- Pré-maxila com expansão antero-dorsal para articulação com o mesetmóide cornu (DE PINNA, 1992).
- Escafípio com processo articular atrofiado (DE PINNA, 1992).

#### **Trichogeninae**

- Opérculo com duas pequenas porções de odontódeos separadas (BRITSKI & ORTEGA, 1983) (Figura 1A).

- Trinta a trinta e quatro raios ramificados na nadadeira anal (BRITSKI & ORTEGA, 1983).

### ***Microcambeva* sp. n.**

- Processo posterior do paraesfenóide ausente (COSTA & BOCKMANN, 1983).
- Metapterigóide reduzido ou ausente (COSTA & BOCKMANN, 1983) (Figura 1C).
- Placa interopercular de odontódeos mais reduzida para um arranjo tão comprido quanto alto (estado 2) (COSTA & BOCKMANN, 1983) (Figura 1C).
- Pré-maxila com um longo processo lateral sem dentes (COSTA & BOCKMANN, 1994b).

### ***Scleronema***

- Aba de integumento abaixo da placa opercular de odontódeos expandida posteriormente (EIGENMANN, 1918).
- Pele do lábio superior sem papilas epidermais (ARRATIA, 1990a).
- Dobra de pele ao longo da base carnosa do barbilhão maxilar (ARRATIA, 1990a).

### ***Ituglanis***

- Fontanela supraocipital reduzida a um pequeno orifício arredondado (COSTA & BOCKMANN, 1983).

- Palatino com uma concavidade profunda na margem mediana (COSTA & BOCKMANN, 1983).
- Porção anterior do esfénótico direcionada anteriormente (COSTA & BOCKMANN, 1983).

#### 4.4. Análise Filogenética

A análise dos 63 caracteres, 42 inéditos ou modificados, e 21 de bibliografia, na matriz de dados, através do algoritmo "ie\*", produziu dois cladogramas igualmente parcimoniosos (comprimento = 114; índice de consistência = 0,75; índice de retenção = 0,78). A topologia dos dois cladogramas igualmente parcimoniosos e do cladograma consensual são apresentados na Figura 14.

#### 4.5. Proposta de uma nova classificação para as subfamílias basais da família

##### Trichomycteridae

Após a análise cladista dos caracteres inéditos e de bibliografia, fica evidente que Copionodontinae e Trichogeninae formam um grupo monofilético baseado em 13 sinapomorfias. Então é proposta aqui uma nova classificação para os grupos basais de Trichomycteridae, na qual Copionodontinae é considerada um sinônimo júnior de Trichogeninae.

##### Subfamília Trichogeninae Isbrücker

Trichogeninae ISBRÜCKER, 1986: 276 (gênero-tipo: *Trichogenes* Britski & Ortega, 1983).

**Copionodontinae DE PINNA, 1992: 179 (gênero-tipo: *Copionodon* de Pinna, 1992).**

Diagnose. Metapterigóide alongado, com a área de contato com o quadrado igual a do hiomandibular, e a porção anterior do hiomandibular truncada (1.1), processo na região articular do hiomandibular alongado (6.1), hipohial alongado (15.1), extremidade posterior do dentário truncada (21.1), 11-13 raios na nadadeira peitoral (24.1), presença de um processo laminar na parte externa do cleitro (25.1), processo alongado na parte interna do cleitro anguloso (26.1), processo lateral do etmóide bem desenvolvido (40.2), aparelho de Weber fracamente fusionado ao neurocrânio (42.1), processo na extremidade ântero-lateral do primeiro hipobranquial (60.1), fossa subtemporal alargada, tornando o pterótico oco em vista ventral (61.1), endopterigóides fusionados na superfície ventral do palatino (62.1), e alongamento das hipurapófises do esqueleto caudal (63.1).

Além dessas sinapomorfias algumas características plesiomórficas são exclusivas entre os Trichomycteridae: quadrado trapezóide, pré-opérculo abaulado, urohial compacto, tamanho das inserções da cartilagem mediana iguais, 17 raios na nadadeira caudal, sete raios na nadadeira pélvica, projeções da cintura pélvica laminares, e frontal compacto.

**Táxons incluídos.** Cinco espécies: *Trichogenes longipinnis* Britski & Ortega, 1983; *Copionodon pecten* de Pinna, 1992; *Copionodon orthiocarinatus* de Pinna, 1992; *Copionodon lianae* Campanario & de Pinna, 2000; *Glaphyropoma rodriguezi* de Pinna, 1992.

## **5. DISCUSSÃO**

### **5.1. Relações filogenética entre os grupos basais de Trichomycteridae**

Os dados apresentados neste trabalho evidenciam que Copionodontinae é grupo-irmão de Trichogeninae. Esta decisão foi tomada baseada em 13 sinapomorfias levantadas

a partir de 63 caracteres, além de diversas simplesiomorfias compartilhadas apenas por estas duas subfamílias, o que corrobora a posição primitiva destes dois táxons dentro da família Trichomycteridae (DE PINNA, 1992; 1998). Curiosamente, DE PINNA (1992) não encontrou nenhuma característica que incluísse as espécies de Copionodontinae na subfamília Trichogeninae, designada por ISBRÜCKER (1986), embora tenha analisado pelo menos oito exemplares de *Trichogenes longipinnis* diafanizados e corados. Desta forma DE PINNA criou uma nova subfamília Copionodontinae para abrigar as espécies da bacia do Rio Mucugê, na Bahia. Neste mesmo trabalho relacionou *Trichogenes* aos Trichomycteridae não-Copionodontinae baseado apenas na posição mais recuada da nadadeira dorsal, característica derivada presente nas demais subfamílias de Trichomycteridae (DE PINNA, 1992). Assim Copionodontinae ficou na base do cladograma da família, como o grupo-irmão de todos os Trichomycteridae (DE PINNA, 1992).

Posteriormente DE PINNA (1998) apontou possíveis sinapomorfias compartilhadas entre Copionodontinae e Trichogeninae como: 1) o processo na extremidade antero-lateral do primeiro hipobranquial, 2) a fossa subtemporal alargada, 3) a fusão dos endopterigóides na superfície ventral do palatino e 4) o alongamento das hipurapófises do esqueleto caudal. Somente essas sinapomorfias já seriam suficientes para determinar Copionodontinae como grupo-irmão de Trichogeninae, uma vez que a hipótese anterior que unia Trichogeninae aos outros Trichomycteridae era baseada em apenas um carácter, a posição mais posterior da nadadeira dorsal (DE PINNA, 1992, 1998).

No trabalho mais recente sobre sistemática de peixes neotropicais, além de mencionar essas evidências osteológicas, DE PINNA & WOSIACKI (2003) chamaram a atenção para duas novas sinapomorfias que indicam relacionamento de Copionodontinae com Trichogeninae, uma comportamental e outra relacionada ao padrão de colorido. A

primeira consiste no fato de ambas as subfamílias serem compostas por peixes que são ativos na coluna d'água, e não se enterram quando ameaçadas. A segunda consiste em ambas não possuírem colorido críptico, diferindo do restante da família, sem no entanto modificarem a sistemática da família.

Uma vez que o resultado mais consistente da análise foi a união das subfamílias Copionodontinae e Trichogeninae em um grupo monofilético corroborado por diversas sinapomorfias, algumas mudanças na sistemática do grupo poderiam ser propostas. Uma delas seria a criação de uma nova categoria intermediária, entre o nível familiar e o subfamiliar, que abrangesse as duas subfamílias, o que tornaria a sistemática confusa, com a criação de mais categorias. Uma outra opção seria designar uma nova família, assim como foi proposto para *Nematogenys inermis* (Nematogenyidae) que antes era inserida na família Trichomycteridae (EIGENMANN, 1927). Porém esta opção envolveria a criação de um nome novo, alterando profundamente a classificação dos Loricarioidea, o que seria desaconselhável, de acordo com o princípio de estabilidade da nomenclatura zoológica (ICZN, 2000). Considerando que a subfamília Trichogeninae, no senso empregado até agora, é monotípica e foi originalmente designada sem nenhuma justificativa (ISBRÜCKER, 1986; DE PINNA, 1992, 1998), a transferência dos táxons atualmente inseridos em Copionodontinae para Trichogeninae, então diagnosticada por 13 sinapomorfias parece ser a opção mais apropriada.

Embora estas sinapomorfias tenham sido encontradas em *Trichogenes* e *Copionodon*, não foi possível examinar exemplares de *Glaphyropoma*, o outro gênero que compõe a subfamília Copionodontinae, raros em coleções, conhecidos apenas pelos exemplares da série-tipo. Porém a partir da descrição original e das ilustrações deste mesmo trabalho (DE PINNA, 1992) é possível confirmar a presença de pelo menos nove das sinapomorfias de Trichogeninae como definida aqui: 1) Hipohial alongado (DE

PINNA, 1992: 211); 2) extremidade posterior do dentário truncada (DE PINNA, 1992: 195); 3) 11-13 raios na nadadeira peitoral (DE PINNA, 1992: 200); 4) processo lateral do etmóide bem desenvolvido (DE PINNA, 1992: 209); 5) aparelho de Weber fracamente fusionado ao neurocrânio (DE PINNA, 1992: 216); 6) processo na extremidade ântero-dorsal do primeiro hipobranquial (DE PINNA, 1992: 196); além das sinapomorfias compartilhadas entre *Trichogenes* e os Copionodontinae propostas por DE PINNA (1998): 7) hipurapófises alongadas do esqueleto caudal; 8) fossa subtemporal alargada; e 9) endopterigóides fusionados na superfície ventral do palatino. Além destas sinapomorfias é possível que *Glaphyropoma* apresente as demais características que definem a subfamília Trichogeninae (metapterigóide alongado, processo na porção anterior de região articular do hiomandibular, processo laminar na parte externa do cleitro, processo alongado na parte interna do cleitro anguloso), uma vez que *Glaphyropoma* compartilha com *Copionodon* as seis sinapomorfias que antes definiam a subfamília Copionodontinae, além de nove das treze novas sinapomorfias propostas neste trabalho, indicando que talvez *Trichogenes* seja grupo-irmão de *Copionodon* + *Glaphyropoma* (DE PINNA, 1992). O número de raios na nadadeira anal (12 ou mais) apesar de aparecer como uma sinapomorfia no cladograma para *Copionodon* e *Trichogenes*, não é compartilhada por *Glaphyropoma* (11-12), que por se tratar de um carácter ambíguo foi excluída da diagnose da subfamília Trichogeninae.

Quanto a distribuição da nova composição da subfamília Trichogeninae, suas espécies passam a apresentar distribuição disjunta, restritas as bacias costeiras do leste do Brasil. Tendo em vista que todas as espécies da subfamília foram descobertas e descritas a partir de 1983, mesmo apresentando morfologia bem distinta, tamanho moderado e ocorrência em áreas de fácil acesso, principalmente no caso de *Trichogenes longipinnis*, com uma das populações ocorrendo na margem da BR-101 (Rio-Santos), é possível que no



futuro mais espécies sejam descobertas em outros rios de bacias costeiras menores (BRITSKI & ORTEGA, 1983; DE PINNA, 1992).

## 5.2. Relações filogenéticas entre os Trichomycteridae não-Trichogeninae

Outros aspectos do cladograma consensual devem ser ressaltados, como algumas possíveis sinapomorfias para "Trichomycterinae" + *Ituglanis* + *Scleronema* + TSVSG, como: 1) metapterigóide curto, com área de contato com o quadrado maior que o contato com o hiomandibular, a porção anterior do hiomandibular trapezóide (1.1) ou metapterigóide vestigial, com área de contato apenas com o quadrado, porção anterior do hiomandibular afilada (1.2) (clado TSVSG); 2) pré-opérculo com uma convexidade na região ventral (3.1); 3) urohial com extremidades laterais expandidas (12.1); 4) A inserção posterior da cartilagem mediana do dentário maior que a inserção anterior (22.1); 5) frontal alongado (41.1). Alguns caracteres que aparecem no cladograma como sinapomorfias para os Trichomycteridae não-Trichogeninae podem não ser válidos devido a carência de mais táxons do clado mais derivado formado pelas subfamílias Tridentinae, Stegophilinae, Vandelliinae, Stegophilinae e Glanapteryginae (TSVSG).

A tritomia no cladograma consensual que envolve os grupos de Trichomycteridae não-Trichogeninae não está relacionada ao objetivo da tese, que era justamente resolver a tritomia apresentada na base do cladograma da família Trichomycteridae envolvendo as subfamílias Copionodontinae, Trichogeninae e os demais Trichomycteridae (DE PINNA, 1998: 299) e não as relações entre as subfamílias mais derivadas. Porém mesmo com essa topologia é possível analisar alguns resultados relevantes.

O primeiro é a confirmação do parafiletismo do gênero *Trichomycterus*, através da evidência de que, pelo menos alguns *Trichomycterus* dos Andes, estão mais relacionados a *Hatcheria* e a *Bullockia*, do que aos *Trichomycterus* do sudeste do Brasil. Este resultado

não surpreende, uma vez que essas espécies trans-andinas ocorrem em uma mesma região biogeográfica (EIGENMANN, 1918; ARRATIA *et al.*, 1981; BAIGÚN & FERRIZ, 2003). Entre as sinapomorfias que unem *Trichomycterus* sp. (dos Andes), *Hatcheria* e *Bullockia* estão: 1) pré-opérculo com a extremidade anterior alargando abruptamente (3.2); 2) placa opercular com uma constrição na base do pedúnculo onde se inserem os odontódeos (7.2); 3) processo ántero-ventral da placa opercular alongado (8.1); e 4) expansão da extremidade posterior na porção interna do ceratohial anterior (16.1). Embora a espécie de *Trichomycterus* utilizada neste trabalho não esteja identificada no nível específico, alguns trabalhos demonstram a presença destas características em outros *Trichomycterus* da região Andina, como em *T. rivulatus* Valenciennes, 1846, *T. boylei* Nichols, 1956, *T. roigi* Arratia & Menu-Marque, 1984, e *T. duellmani* Arratia & Menu-Marque, 1984 (ARRATIA & MENU-MARQUE, 1984; ARRATIA 1990). Alguns trabalhos recentes de citogenética e filogenia corroboram esse resultado de parentesco entre os *Trichomycterus* transandinos com *Hatcheria* e *Bullockia*, ao invés dos *Trichomycterus* cisandinos (WOSIACKI, 2002 *apud* SATO *et al.*, 2004). Algumas sinapomorfias também indicam que *Hatcheria* seja o grupo-irmão de *Bullockia*: 1) quebra de direção do processo lateral do urohial (14.1); 2) mais de 12 raios na nadadeira dorsal (27.2); 3) projeções da cintura pélvica espessas (31.1); e 4) processo póstero-lateral do palatino longo (36.1).

Apesar de algumas sinapomorfias juntarem as duas espécies de *Trichomycterus* do sudeste utilizadas na análise filogenética, possivelmente podem não ser sinapomorfias para o gênero, ou mesmo para as espécies do sudeste como um todo, uma vez que este gênero é formado por mais de cem espécies nominais válidas, sendo uma considerável parte endêmica do sudeste do Brasil. Até hoje nenhuma sinapomorfia foi encontrada para definir *Trichomycterus* e Trichomycterinae. Provavelmente será necessário desmembrar

Trichomycterinae e *Trichomycterus* em subfamílias e gêneros distintos (DE PINNA & WOSIACKI, 2003).

Para a topologia do grupo mais interno formado por *Ituglanis* grupo-irmão de *Scleronema* e *Microcambeva* (representando o clado TSVSG), no caso da análise filogenética aqui desenvolvida, são propostas mais duas sinapomorfias, além das já estabelecidas na bibliografia (COSTA & BOCKMANN, 1993). São elas: 1) quadrado em forma de "L" com o eixo vertical menor que o horizontal (2.2); e 2) odontódeos interoperculares pequenos e largos (10.1).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARRATIA, G. 1983. The caudal skeleton of Ostariophysean fishes (Teleostei): intraspecific variation in Trichomycteridae (Siluriformes). **Journal of Morphology**, **177**: 213-229.
- ARRATIA, G. 1990a. Development and diversity of the suspensorium of trichomycterids and comparison with Loricarioids (Teleostei: Siluriformes). **Journal of Morphology**, **205**: 193-218.
- ARRATIA, G. 1990b. The South American Trichomycterinae (Teleostei: Siluriformes), a problematic group. Pp. 395-404. In: G. Peters & R. Hutterer (eds.), **Vertebrates in the Tropics**. Museum Alexander Koenig. Bonn.
- ARRATIA, G. 1998. *Silvinichthys*, a new genus of trichomycterid catfishes from the Argentinian Andes, with redescription of *Trichomycterus nigricans*. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, **9**(4): 347-370.
- ARRATIA, G. & CHANG, A. 1975. Osteocráneo de *Nematogenys inermis* Guichenot 1848 y consideraciones acerca de la primitividad del género (Peces Siluriformes, Trichomycteridae). **Museo Nacional de Historia Natural Publicación Ocasional**, **19**: 3-7.
- ARRATIA, G., CHANG, A., MENU-MARQUE, S. & ROJAS, G. 1978. About *Bullockia* gen. nov., *Trichomycterus mendozensis* n. sp. and revision of the family Trichomycteridae (Pisces, Siluriformes). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, **13**: 157-194.
- ARRATIA, G. & MENU-MARQUE, S. 1981. Revision of the freshwater catfishes of the genus *Hatcheria* (Siluriformes, Trichomycteridae) with commentaries on ecology and biogeography. **Zoologische Anzeiger**, **207**: 88-111.

- ARRATIA, G. & HUAQUIN, L. 1995. Morphology of the lateral line system and the skin of diplomystid and certain primitive loricarioid catfishes and systematic and ecological considerations. **Bonner Zoologische Monographien**, **36**: 1-110.
- ARRATIA, G. & MENU-MARQUE, S. 1984. New catfishes of the genus *Trichomycterus* from the High Andes of South America (Pisces, Siluriformes) with remarks on distribution and ecology. **Zool. Jahrb. Syst.**, **11**: 493 - 520.
- BAIGÚN, C. & FERRIZ, R. 2003. Distribution patterns of native freshwater fishes in Patagonia (Argentina). **Organisms Diversity & Evolution**, **3**(2): 151-159.
- BARBOSA, M. A. & COSTA, W. J. E. M. 2003a. *Trichomycterus potschi* (Siluriformes: Loricarioidei): a new trichomycterid catfish from coastal streams of southeastern Brazil. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, **14**, 281-287.
- BARBOSA, M. A. & COSTA, W. J. E. M. 2003b. Validade, relações filogenéticas e redescritção de *Eremophilus candidus* Ribeiro, 1949 (Teleostei, Siluriformes, Trichomycteridae). **Arquivos do Museu Nacional**, **61**(3): 179-188.
- BASKIN, J. N. 1973. **Struture and relationships of the Trichomycteridae**. Unpub. Ph.D. thesis, City University of New York. 389 p.
- BASKIN, J. N., ZARET, T. M. & MAGO-LECCIA, F. 1980. Feeding of reportedly parasitic catfishes (Trichomycteridae and Cetopsidae) in the Rio Portuguesa basin, Venezuela. **Biotropica**, **12**(3): 182-186.
- BORIN, L. A. & MARTINS-SANTOS, I. C. 1999. Karyotype characterization of three species of the genus *Trichomycterus* (Teleostei, Siluriformes) from the Iguazu River basin. **Genetica**, **106**: 215-221.
- BORIN, L. A. & MARTINS-SANTOS, I. C. 2000. Intra-individual numerical polymorphism in *Trichomycterus davisi* (Siluriformes, Trichomycteridae) from the Iguacu River basin in Brazil. **Genetics and Molecular Biology**, **23**: 605-607.

- BRITSKI, H. A. & ORTEGA, H. 1983. *Trichogenes longipinnis*, novo gênero e espécie de Trichomycterinae do sudeste do Brasil (Pisces, Siluriformes). **Revista Brasileira de Zoologia**, 1(3): 211-216.
- CAMPANARIO, C. M. & DE PINNA, M. C. C. 2000. A new species of the primitive trichomycterid subfamily Copionodontinae from northeastern Brazil (Teleostei: Trichomycteridae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, 11(4): 369-375.
- COSTA, W. J. E. M. 1992. Description de huit nouvelles espèces du genre *Trichomycterus* (Siluriformes: Trichomycteridae), du Brésil oriental. **Revue Française d'Aquariologie et Herpetologie**, 18, 101-110.
- COSTA, W. J. E. M. & BOCKMANN, F. A. 1993. Un nouveau genre néotropical de la famille des Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei). **Revue Française d'Aquariologie et Herpetologie**, 20: 43-46.
- COSTA, W. J. E. M. 1994. A new genus and species of Sarcoglanidinae (Siluriformes: Trichomycteridae) from the Araguaia basin, central Brazil, with notes on subfamilial phylogeny. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, 5(3): 207-216.
- COSTA, W. J. E. M. & BOCKMANN, F. A. 1994 a. *Typhlobelus macromycterus*, a new blind glanapteryginae fish (Siluriformes, Trichomycteridae) from the rio Tocantins, Brazil. **Tropical Zoology**, 7: 67-72.
- COSTA, W. J. E. M. & Bockmann, F. A. 1994b. A new genus and species of Sarcoglanidinae (Siluriformes: Trichomycteridae) from southeastern Brazil, with a re-examination of subfamilial phylogeny. **Journal of Natural History**, 28: 715-730.
- EIGENMANN, C. H. & EIGENMANN, R. S. 1888. Preliminary notes on South America Nematognathi. I. **Proceeding of the California Academy of Sciences** (ser. 2) 1 (2): 119-172.

- EIGENMANN, C. H. & EIGENMANN, R. S. 1890. A revision of the South American Nematognathi or cat-fishes. **Occasional Papers of the California Academy of Sciences**, 1: 1-508.
- EIGENMANN, C. H. 1918. The Pygidiidae, a family of South American catfishes. **Memoirs of the Carnegie Museum**, 259-398.
- EIGENMANN, C. H. 1927. The Freshwater fishes of Chile. **Mem. Nat Acad. Sci.**, 22 (Mem. 2): 1-63.
- FARRIS, J. S. 1988. Hennig86, version 1.5. Programa e documentação. Port Jefferson.
- FERNÁNDEZ, L. & SCHAEFER, S. A. 2003. *Trichomycterus yuska*, a new species from high elevations of Argentina (Siluriformes: Trichomycteridae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, 14 (4): 353-360.
- GILL, T. 1858. Synopsis of the freshwater fishes of the western portion of the island of Trinidad. W. I. **Annals of the Lyceum of Natural History**, New York, 6 (10-13): 363-430.
- GILL, T. 1872. Arrangement of the families of fishes, or Classes Pisces, Marsipobranchii, and Leptocardii. **Smith. Misc. Coll.** 247, XLVI + 49p.
- GONZO, G. M., FENOCCHIO, A. S. & PASTORI, C. 2000. Chromosome characterization of *Trichomycterus spegazzini* (Siluriformes, Trichomycteridae) from three hydrographic basins of the Northwest of Argentina. **Caryologia**, 53: 39-43.
- GUDGER, E. W., 1930. The Candirú – The only vertebrate parasite of man. Paul B. Hoeber, New York, xvii + 120pp.
- HENNING, W. 1950. **Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik**. Deutsche Zentralverlag, Berlin.
- HENNIG, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. University of Illinois Press, Urbana, 263 pp.

- HUMBOLDT, A. VON & VALENCIENNES, A. 1833. Recherches sur les poissons fluviatiles de L'Amérique équinoxiale. In: **Voyage de Humboldt & Bonpland, deuxième partie. Observations de Zoologie e d'Anatomie comparée**, 2(4): 341-348.
- ICZN – **International Comission on Zoological Nomenclature**. 2000. International Code of Zoological Nomenclature. 4 ed. International Trust for Zoological Nomenclature. & British Museum (Natural History), London. University of California Press, Berkeley.
- ISBRUCKER, I. J. H. 1980. Classification and catalogue of the mailed Loricariidae (Pisces, Siluriformes). **Verlagen en Technische Gegevens**, Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Zoölogische Museum, Universiteit van Amsterdam, **22**: 1-181.
- ISBRUCKER, I. J. H. 1986. Trichomycteridae, mysteriuzе meervallen. **Het Aquarium**, **56**(11): 274-279.
- KITCHING, I. J., FOREY, P. L., HUMPHRIES, C. J. & WILLIAMS, D. W. 1998. **Cladistics, the theory and practice of parsimony analysis**, 2a. ed. New York: Oxford University Press, 228 p.
- LIMA, N. R. W. & GALLETI JR., P. M. 1990. Chromosome characterization of the fish *Trichogenes longipinnis*. A possible basic karyotype of Trichomycteridae. **Revista Brasileira de Genética**, **13**: 239-245.
- LIMA, S. M. Q. & COSTA, W. J. E. M. no prelo. *Trichomycterus xxxxxxxxx* (Siluriformes: Loricarioidea): a new species of trichomycterid catfish from Rio Guandu basin, southeastern Brazil. **Zootaxa**.
- LUNDBERG, J. G. & BASKIN. J. 1969. The caudal skeleton of the catfishes, Order Siluriformes. **American Museum Novitates**, **2398**: 1-49.



- MACHADO, F. A. & SAZIMA. I. 1983. Comportamento alimentar do peixe hematófago *Branchioica bertonii* (Siluriformes, Trichomycteridae). **Ciência e Cultura**, **35**(2): 344-348.
- MYERS, G. S. 1944. Two extraordinary new blind nematognath fishes from the Rio Negro, representing a new subfamily of Pygidiidae, with a rearrangement of the genera of the family and illustrations of some previously described genera and species from Venezuela and Brazil. **Proceedings of the California Academy Sciences**, **23**: 591-602.
- MYERS, G. S. & WEITZMAN. S. H. 1966. Two remarkable new trichomycterid catfishes from the Amazon basin in Brazil and Colombia. **Journal of Zoology**, **149**: 277-287.
- NIXON, K. C. & CARPENTER. J. M. 1996. On simultaneous analysis. **Cladistics**, **12**: 221-241.
- OLIVEIRA, C., ALMEIDA-TOLEDO L. F., FORESTI, F., BRITSKI H. A., TOLEDO-FILHO A. S. 1988. Chromosome formulae of Neotropical freshwater fishes. **Revista Brasileira de Genética**, **11**: 577-624.
- OLIVEIRA-RIBEIRO, C. A. & TORRES. R. F. 1995. Acute effects evaluation of HgCl<sub>2</sub> on epidermis of *Trichomycterus brasiliensis* (Siluroidei; Trichomycteridae). **Ecotoxicology Environmental Safety**, **32**(3): 260-266.
- OLIVEIRA-RIBEIRO, C. A., GUIMARÃES, J. R. & PFEIFFER W. C. 1996. Accumulation and distribution of inorganic mercury in a tropical fish (*Trichomycterus zonatus*). **Ecotoxicology Environmental Safety**, **34**(2): 190-195.
- PEYER, B. 1922. Über die Flossenstacheln der Welse und Panzerwelse, sowie des Karpfens. **Morph. Jahrb.**, **51**: 493-554.

- DE PINNA, M. C. C. 1988. A new genus of trichomycterid catfish (Siluroidei, Glanapteryginae), with comments on its phylogenetic relationships. **Revue Suisse de Zoologie**, **95** (1): 113-128.
- DE PINNA, M. C. C. 1989. A new sarcoglanidine catfish, phylogeny of its subfamily, and appraisal of the phyletic status of the Trichomycterinae (Teleostei, Trichomycteridae). **American Museum Novitates**, **2950**, 1-39.
- DE PINNA, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, **7**: 367 – 394.
- DE PINNA, M. C. C. 1992a. *Trichomycterus castroi*, a new species of trichomycterid catfish from the Rio Iguaçu of Southeastern Brazil (Teleostei: Siluriformes). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, **3**, 89-95.
- DE PINNA, M. C. C. 1992b. A new subfamily of Trichomycteridae (Teleostei, Siluriformes), lower loricarioid relationships and a discussion on the impact of additional taxa for Phylogenetic analysis. **Zoological Journal of the Linnean Society**, **106**: 175-229.
- DE PINNA, M. C. C. 1998. Phylogenetic relationships of neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. In: **Phylogeny and classification of neotropical fishes** (Eds. L. R. Malabarba, Reis, R. E.; Vari, R. P.; Lucena, Z. M. S. & Lucena, C. A. S.) : 279-330. EDIPUCRS, Porto Alegre.
- DE PINNA, M. C. C. & WOSIACKI, W. 2003. Family Trichomycteridae. In: **Check list of the freshwater fishes of South and Central America** (Eds. Reis, R. E.; Kullander, S. O. & Ferraris Jr., C. J.): 270-290. EDIPUCRS, Porto Alegre.

- PLATNICK, N. I. 1989. An empirical comparison of microcomputer parsimony programs, II. **Cladistics**, **5**(2): 145-161.
- REIS, R. E. 1997. Revision of the neotropical catfish genus *Hoplosternum* (Ostariophysi: Siluriformes: Callichthyidae), with the description of two genera and three species. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, **7**(4): 299-326.
- SATO, L.R., OLIVEIRA, C. & FORESTI, F. 2004. Karyotype description of five species of *Trichomycterus* (Teleostei: Siluriformes: Trichomycteridae). **Genetics and Molecular Biology**, **27**(1): 45-50.
- SAZIMA, I. 2004. Natural history of *Trichogenes longipinnis*, a threatened trichomycterid catfish endemic to Atlantic forest streams in Southeast Brazil. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, **15**(1): 49-60.
- SOKAL, R. R. & ROLPH, F. J. 1981. Taxonomic congruence in the Leptopodomorpha reexamined. **Systematic Zoology**, **30** (3): 309-325.
- TAYLOR, W. R. & VAN DYKE, G. C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybiurn**, **9**: 107- 109.
- TCHERNAVIN, V. 1944. A revision of some Trichomycterinae based on material preserved in the British Museum (Natural History). **Proceedings of the Zoological Society of London**, **114**: 234-275.
- TORRES, R. A., FORESTI, F. & OLIVEIRA, C. 1998. Comparative cytogenetic studies in allopatric populations of *Trichomycterus paolence* Eigenmann, 1918 from Southeastern Brazil (Siluriformes, Trichomycteridae). **Cytologia** **63**: 107-114.
- TORRES, R. A., FORESTI, F. & OLIVEIRA, C. 2002. Occurrence of karyotypical mosaicism in *Trichomycterus paolence* (Teleostei, Trichomycteridae). **Caryologia** **55**: 283-287.

- TRAJANO, E. & DE PINNA. M. C. C. 1996. A new cave species of *Trichomycterus* from eastern Brazil (Siluriformes, Trichomycteridae). **Revue Française d'Aquariologie**, **23**: 85-90.
- TRAJANO, E. 1997. Population ecology of *Trichomycterus itacarambiensis*, a cave catfish from eastern Brazil (Siluriformes, Trichomycteridae). **Environmental Biology of Fishes** **50**: 357-369.
- WATROUS, L.E. & WHEELER Q. D. 1981. The out-group comparison method of character analysis. **Systematic Zoology**, **30** (1): 1-11.
- WEITZMAN, S. H. & VARI R. P. 1988, Miniaturization in South American freshwater fishes: an overview and discussion. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, **101**: 444-465.
- WILEY, E. O. 1981. **Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics**. New York: John Wiley & Sons, 439 p.
- WOSIACKI, W. B. & GARAVELLO. J. C. 2004. Five species of *Trichomycterus* from the rio Iguaçu (rio Paraná Basin), southern Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, **15**(1): 1-16.



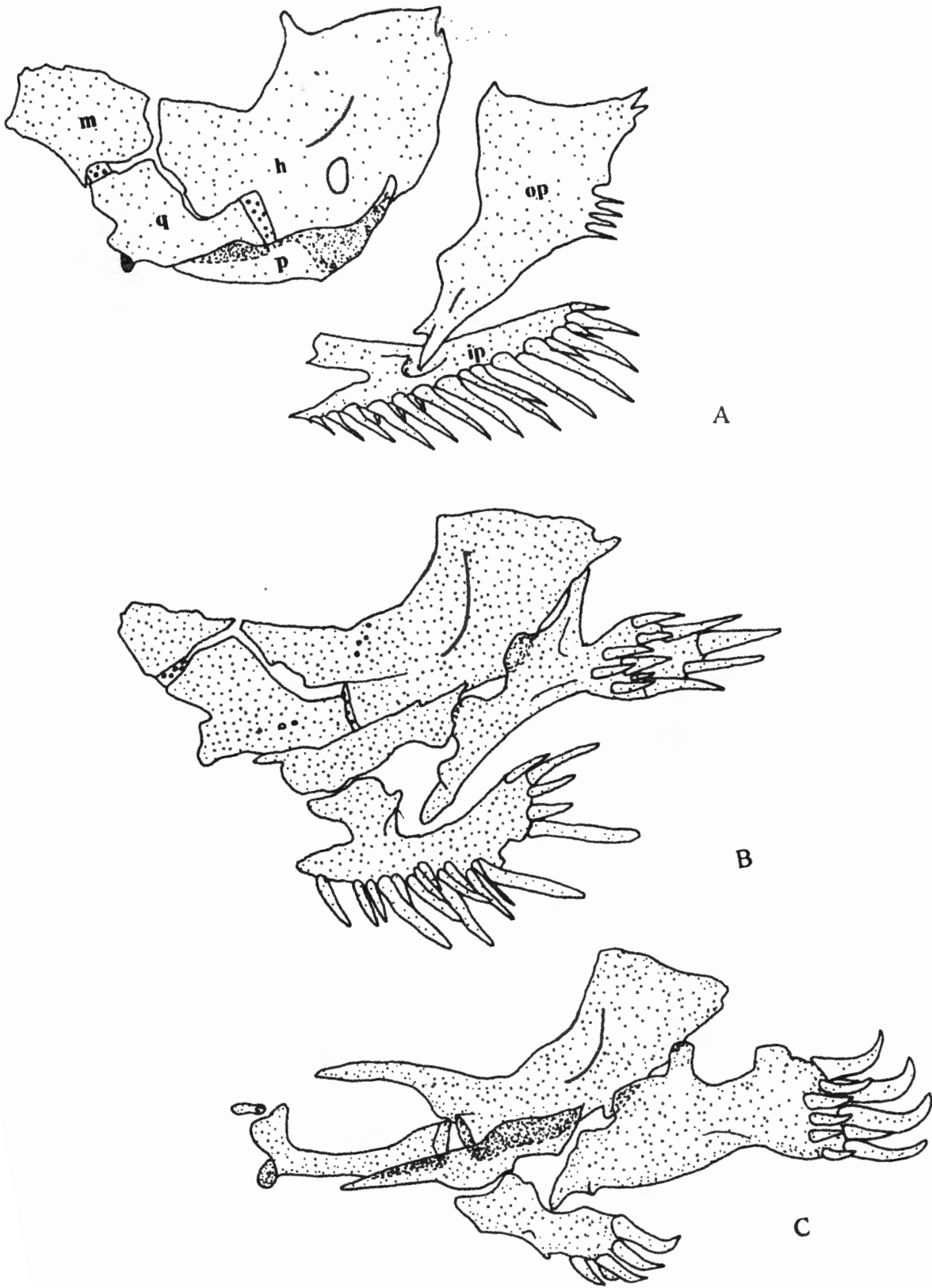


Figura 1. Suspensório mandibular e aparato opercular, vista lateral. A. *Trichogenes longipinnis*, UFRJ 632; B. *Bullockia maldonadoi*, MZUSP 36958; C. *Microcambeva* sp. n., MZUSP 79953. m: metapterigóide; q: quadrado; h: hiomandibular; p: pré-opérculo; op: placa opercular; ip: placa interopercular.

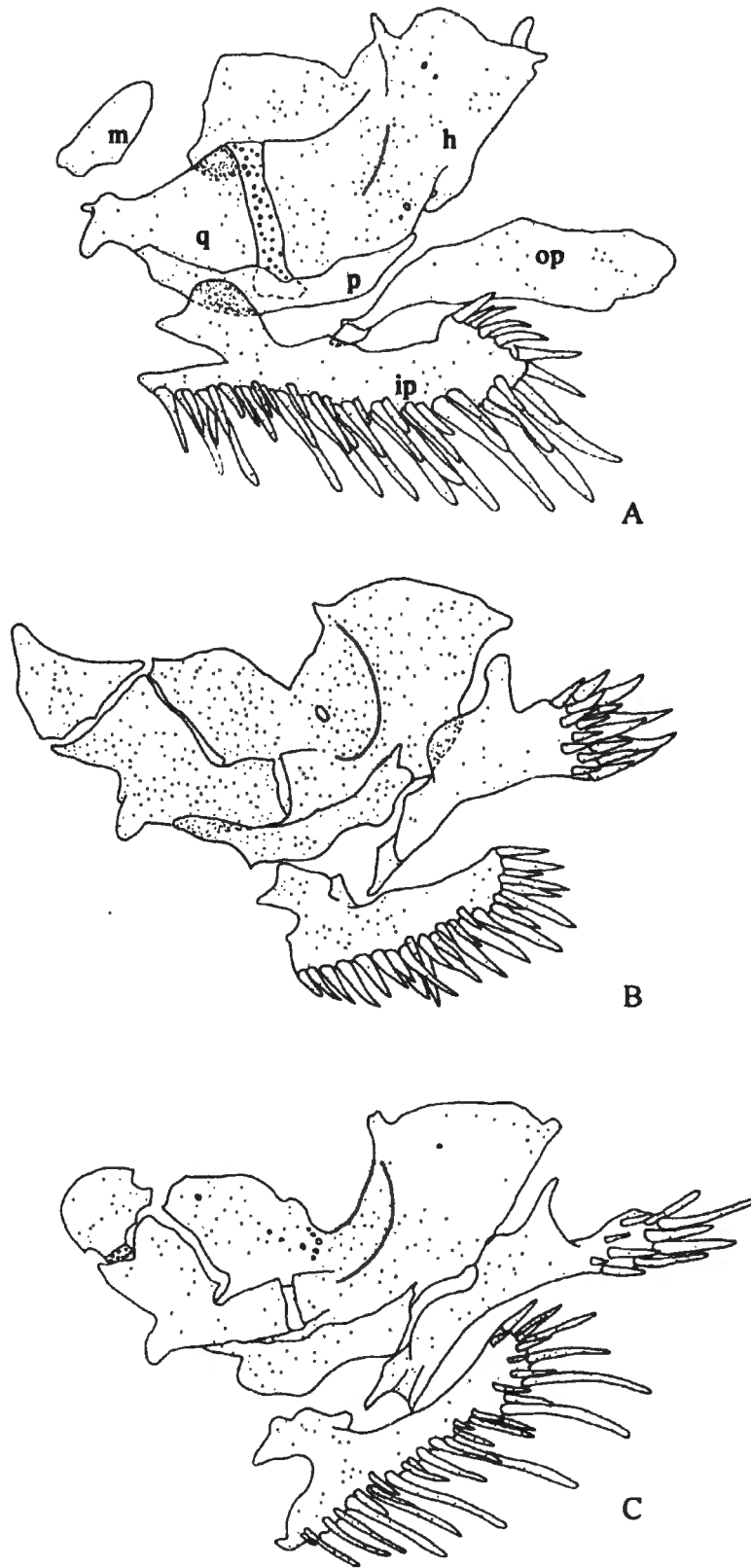


Figura 2. Suspensório mandibular e aparato opercular, vista lateral. A. *Copionodon* sp., MZUSP 48962; B. *Trichomycterus* sp. n. 1, UFRJ 5563; C. *Trichomycterus* sp. (Andes), MUSM 2012. h: hiomandibular; m: metapterigóide; p: pré-opérculo; ip: placa interopercular; op: placa opercular; q: quadrado.

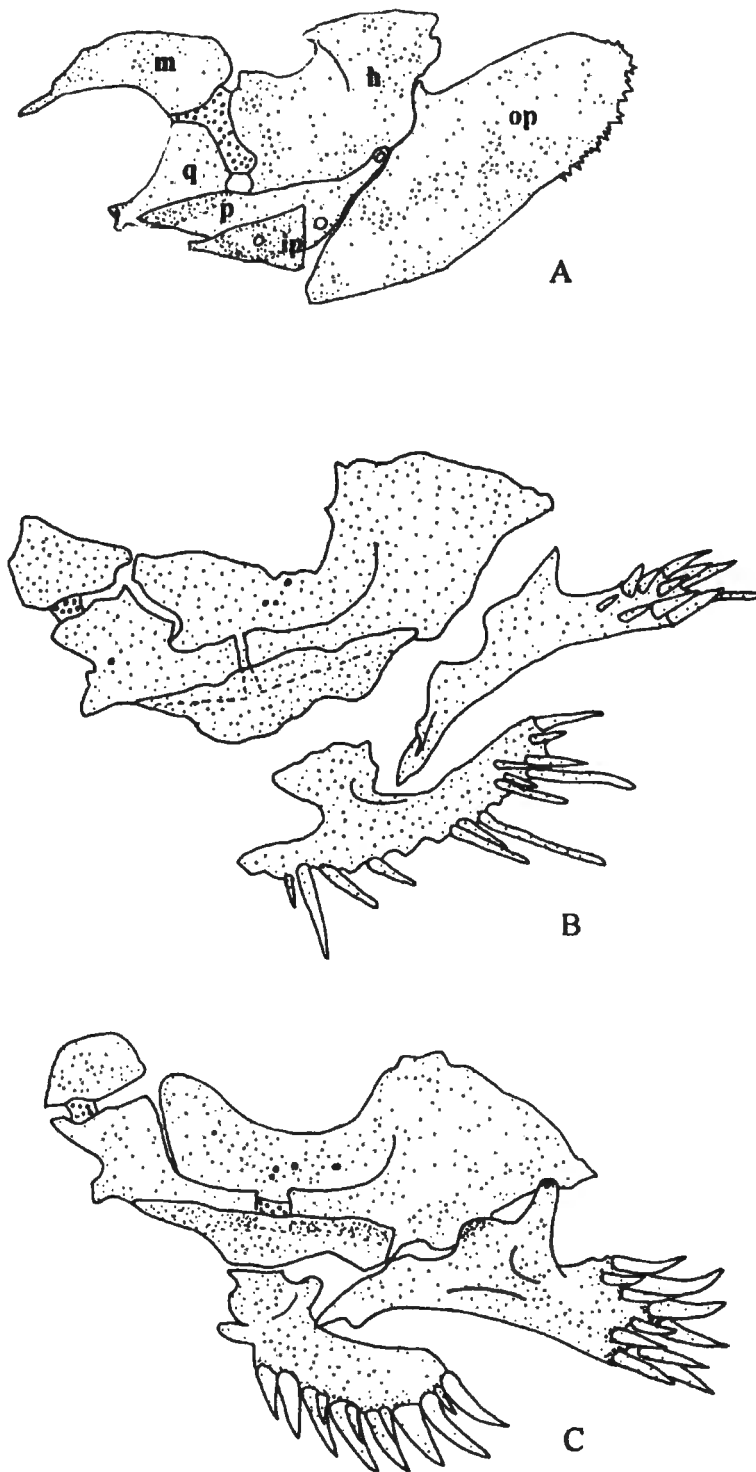


Figura 3. Suspensório mandibular e aparato opercular, vista lateral. A. *Lepthoplosternum pectorale*, UFRJ 5631; B. *Hatcheria macraei*, MZUSP 35687; C. *Ituglanis parahybae*, UFRJ 1103.

m: metapterigóide; h: hiomandibular; p: pré-opérculo; ip: placa interopercular; op: placa opercular; q: quadrado.



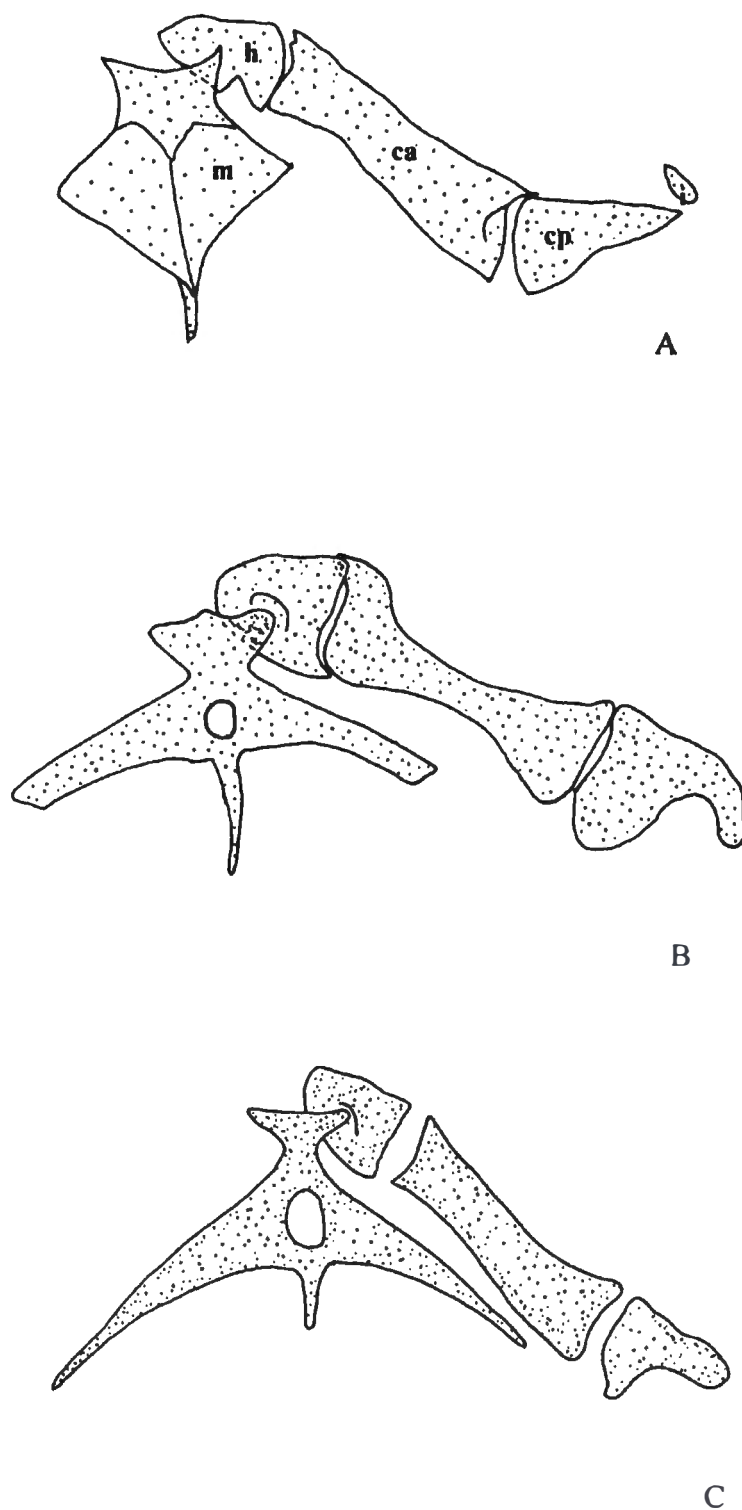


Figura 4. Arco hióide vista ventral. A. *Trichogenes longipinnis*, UFRJ 682; B. *Trichomycterus* sp. n. 2, UFRJ 5718; C. *Ituglanis parahybae*, UFRJ 1103. ca: ceratohial anterior; cp: ceratohial posterior; h: hipohial; i: interhial; u: uroial.

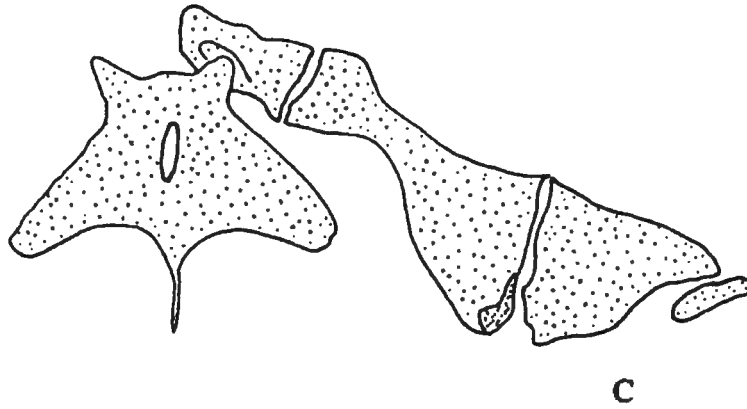
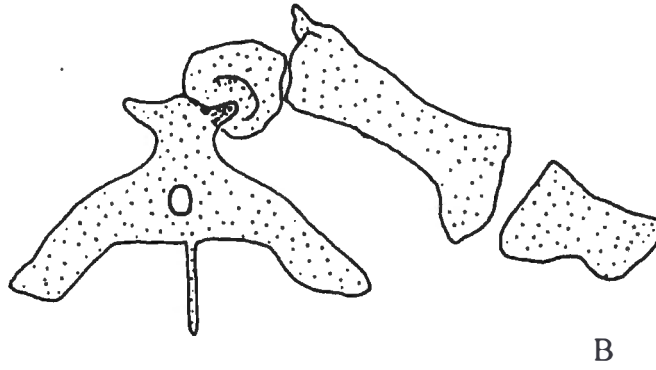
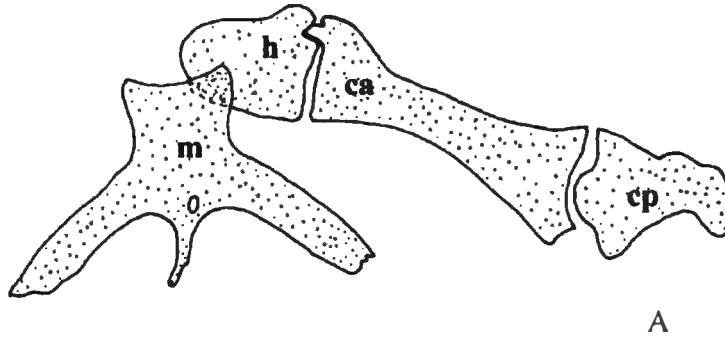


Figura 5. Arco hióide vista ventral. A. *Trichomycterus* sp. n. 1, UFRJ 5563. B. *Hutcheria macraei*, MZUSP 35687; C. *Copionodon* sp., MZUSP 48962. ca: ceratohial anterior; cp: ceratohial posterior; h: hipohial; u: urohial.

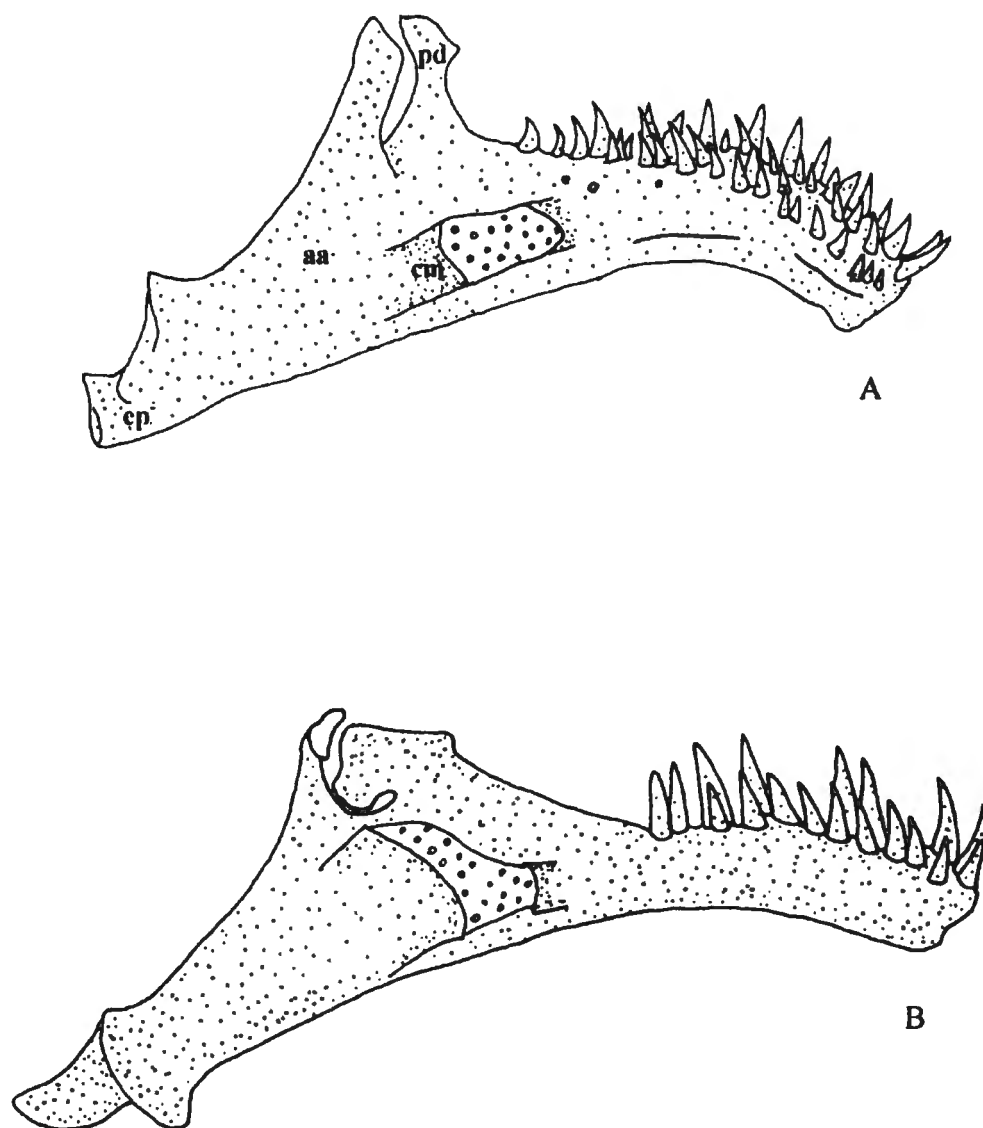


Figura 6. Dentário, vista lateral. A. *Trichogenes longipinnis*, UFRJ 682; B. *Ituglanis parahybae*, UFRJ 1103. aa: ângulo articular; cm: cartilagem mediana; ep: extremidade posterior; pd: processo dorsal.

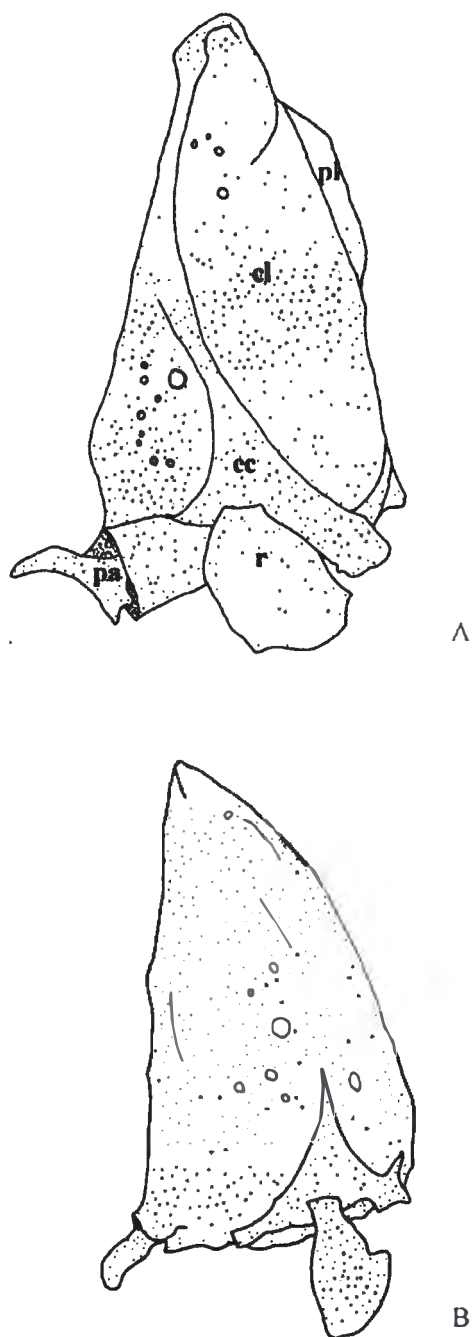


Figura 7. Cintura peitoral, vista ventral. A. *Copionodon* sp., MZUSP 48962; B. *Trichomycterus* sp. n. 2, UFRJ 5718. cl: cleitro; cc: escápulo-coracóide; pa: processo alado; pl: processo laminar; r: radial.

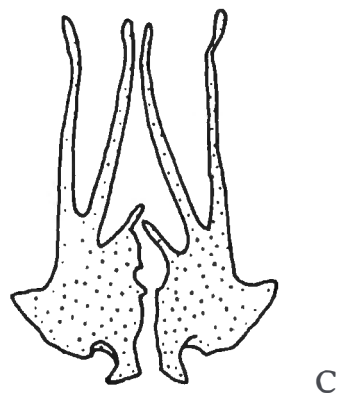
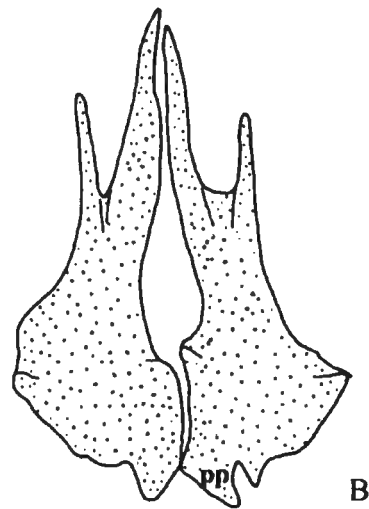
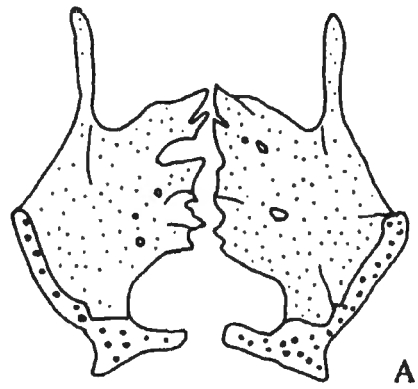


Figura 8. Cintura pélvica, vista dorsal. A. *Trichogenes longipinnis*, UFRJ 682; B. *Hatcheria macraei*, MZUSP 35687; C. *Trichomycterus* sp. n. 2, UFRJ 5718. pp: processo posterior

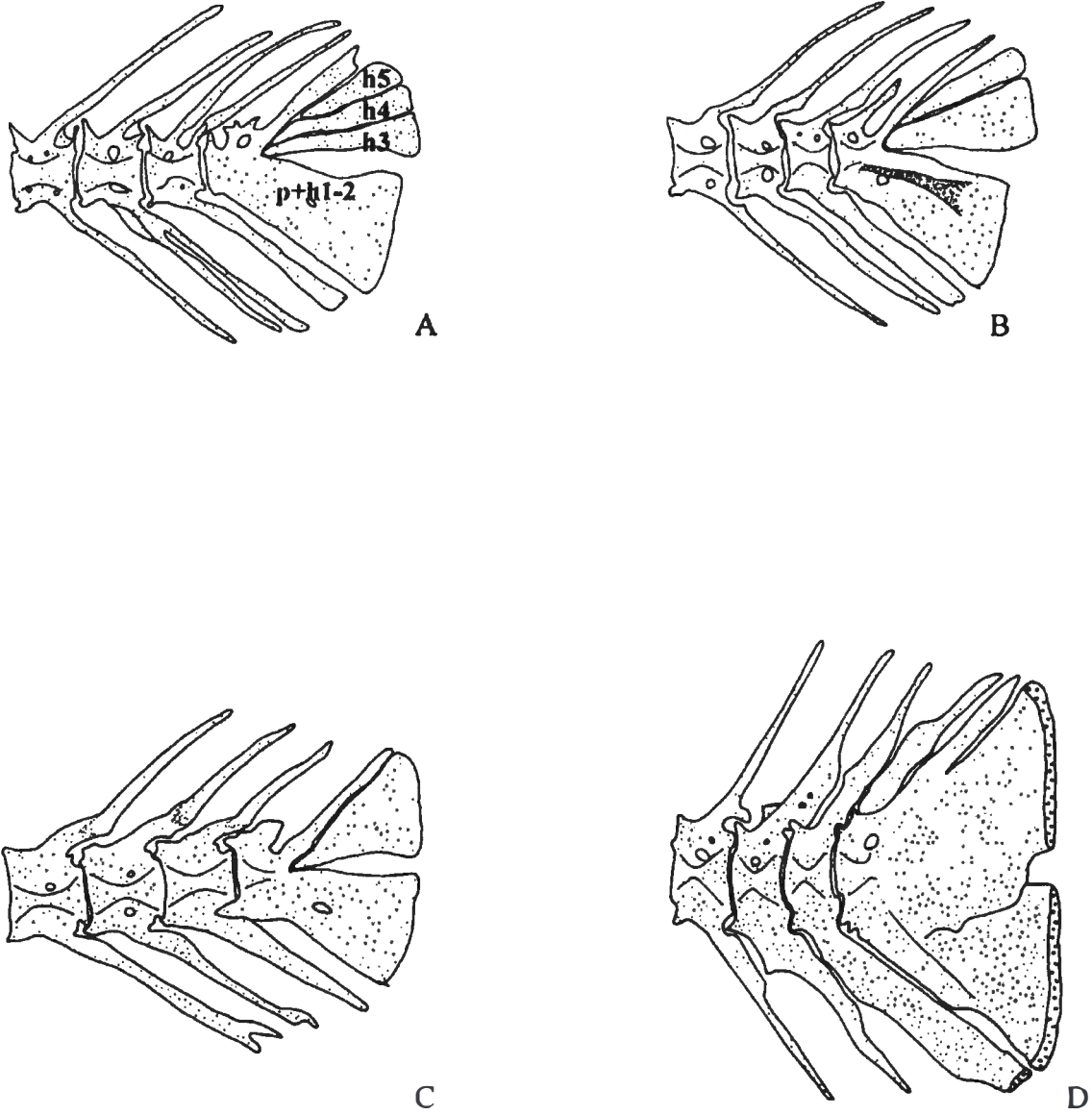


Figura 9. Esqueleto caudal, vista lateral. A. *Copionodon* sp., MZUSP 48962; B. *Trichogenes longipinnis*, UFRJ 682; C. *Trichomycterus* sp. n. I, UFRJ 5563; D. *Leptoprasternum pectorale*, UFRJ 5631. p: parahipural; h: hipural.

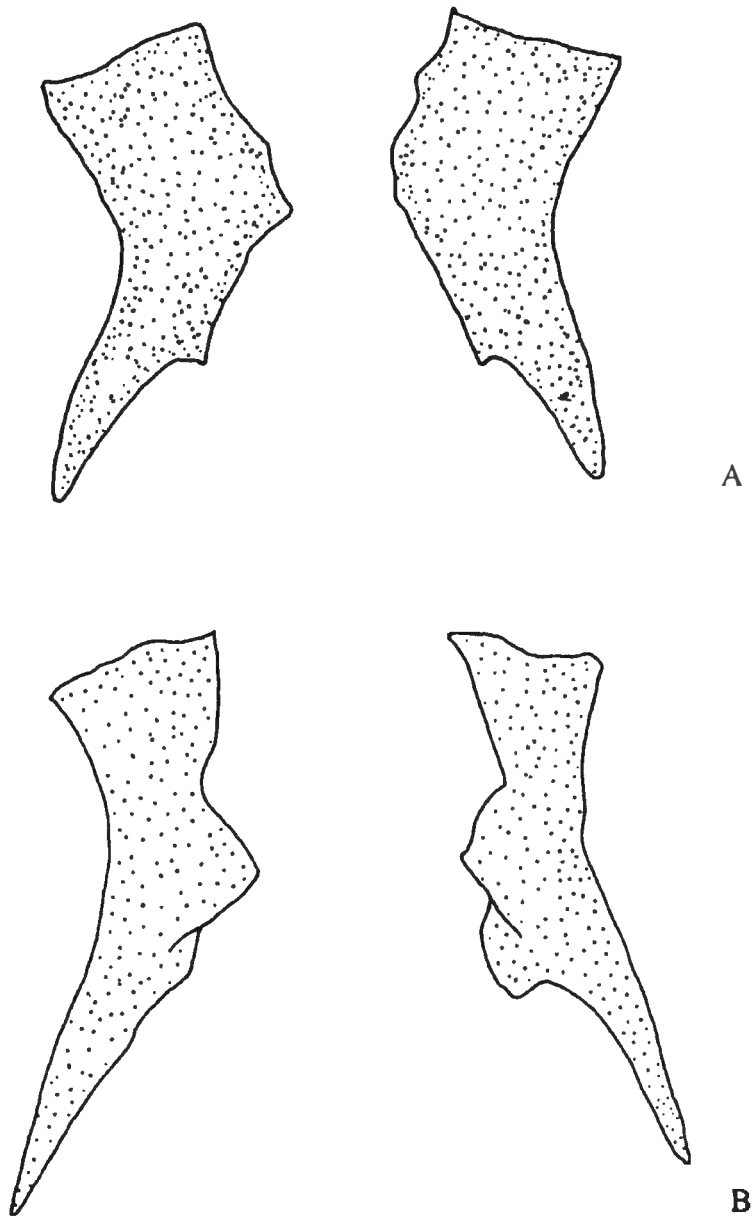


Figura 10. Palatino, vista ventral. A. *Scleronema* sp., UFRJ 5826; B. *Hatcheria macraei*, MZUSP 35687.

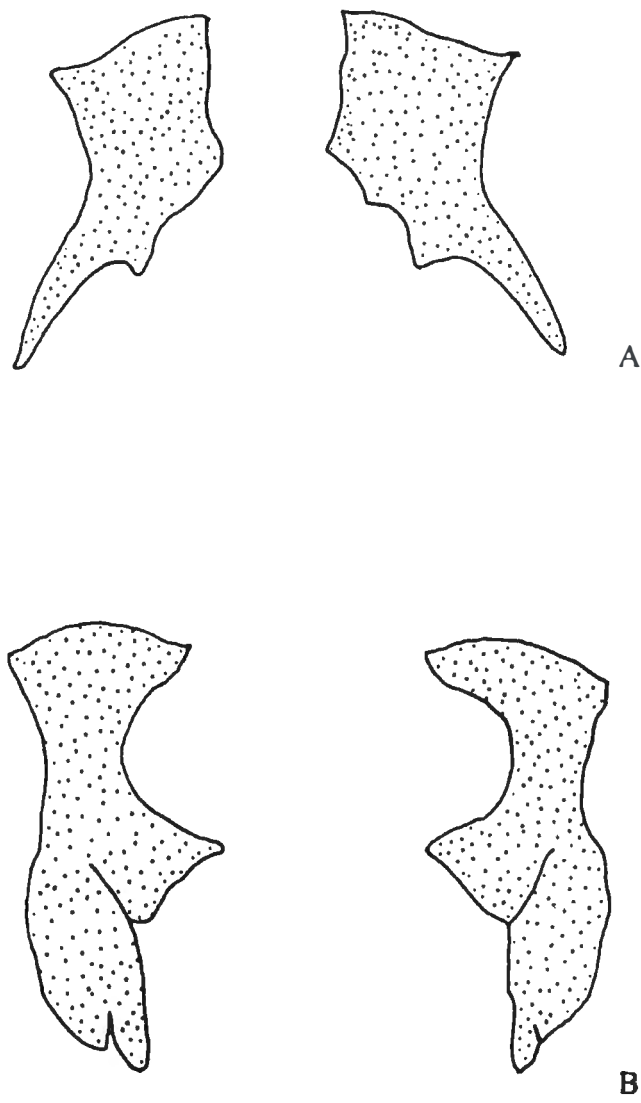


Figura 11. Palatino, vista ventral. A. *Trichomycterus* sp. (Andes), MUSM 2012; *Copionodon* sp., MZUSP 48962.



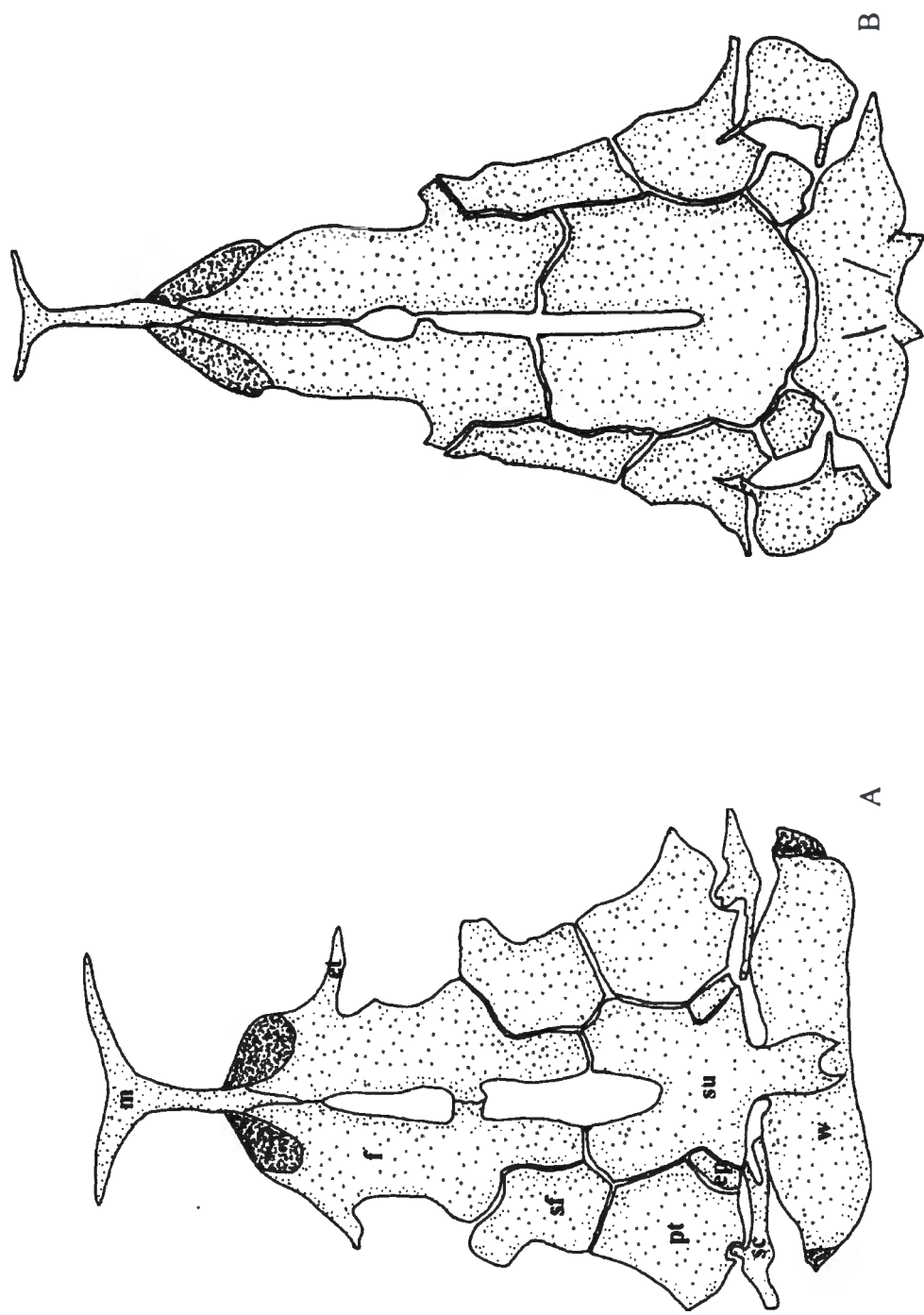


Figura 12. Neurocrânio, vista dorsal. A. *Trichomyxerus* sp. (Andes), MUSM 2012; B. *Copionodon* sp., MZUSP 48962. et: etmóide lateral; ep: epiocipital; f: frontal; m: mesetmóide; pt: pterótico; sf: supraorbito; su: supraoccipital; w: aparelho de Weber.



Figura 13. Neurocrânio, vista dorsal. A. *Trichogenes longipinnis*, UFRJ 682; B. *Bullockia muldonadoi*, MZUSP 36958. et: etmóide lateral; ep: epiole; f: frontal; m: mesetmóide; pt: pterótico; sf: suprafrontal; su: supraoccipital; w: aparelho de Weber.

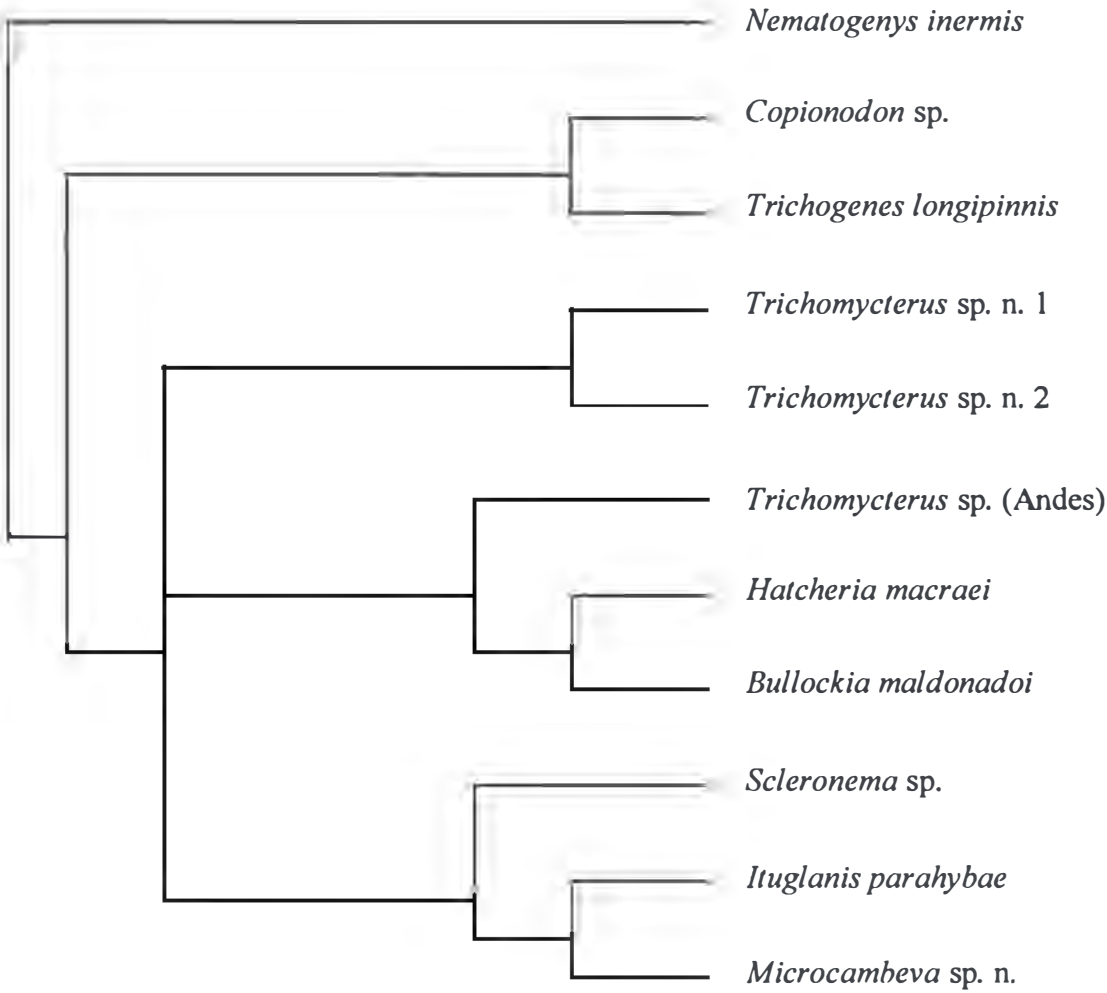


Figura 14. Cladograma de consenso estrito de dois cladogramas fundamentais envolvendo os táxons basais da família Trichomycteridae (comprimento=114; índice de consistência = 0,75; índice de retenção = 0,77). Distribuição dos caracteres nos clados e nos táxons terminais, conforme a tabela I.